



03068
6
25

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL
Y DE POSGRADO
CENTRO DE NEUROBIOLOGIA

CARACTERÍSTICAS DE LAS RESPUESTAS MOTORAS Y
GENITALES DE LA ACTIVIDAD COPULATORIA DEL COBAYO
MACHO (*Cavia porcellus*), EFECTOS DE LA CASTRACION
Y TRATAMIENTO CON TESTOSTERONA

T E S I S

Que Presenta la Med. Cir.

María Dolores González Vidal
Para obtener el Grado de
MAESTRA EN CIENCIAS FISIOLÓGICAS

Directora de Tesis:

DRA. GABRIELA MORALI DE LA BRENA

México, D F.

1995



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

RESUMEN	1
SUMMARY	4
I.- INTRODUCCION	7
1.- DESCRIPCION GENERAL DE LA CONDUCTA SEXUAL EN MAMIFEROS	7
2.- DESCRIPCION DE LA CONDUCTA COPULATORIA DEL COBAYO MACHO.	11
3.- REGULACION NEURAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA.	14
4.- REGULACION HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA DE LOS MAMIFEROS.	18
5.- REGULACIÓN HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA DEL COBAYO MACHO.	20
6.- REFLEJOS SEXUALES: ERECCION Y EYACULACION.	22
7.- ACCIONES DE LOS ANDROGENOS SOBRE MOTONEURONAS.	28
8.- REGULACION NEURAL DE LAS CONDUCTAS MOTORAS RITMICAS.	31
9.- ANALISIS CUANTITATIVO DE LAS RESPUESTAS COPULATORIAS EN MAMIFEROS	34
II.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.	37
III.- HIPOTESIS	40
IV.- OBJETIVOS	41
V.- MATERIALES Y METODOS	42
VI.- RESULTADOS.	49
VII.- DISCUSION	58
VIII.- CONCLUSIONES	67
IX.- BIBLIOGRAFIA	68

RESUMEN

Los estudios sobre el comportamiento sexual de los mamíferos en general han proporcionado información limitada acerca de los aspectos motores de la actividad copulatoria. Uno de los fenómenos más característicos de esta actividad en el macho es la ejecución durante la monta, de movimientos pélvicos rítmicos alternantes sobre la grupa de la hembra, que facilitan la inserción peneana intravaginal y la eyaculación.

Las características temporales (duración y frecuencia) y dinámicas (ritmicidad y vigor) de los movimientos pélvicos copulatorios han sido estudiadas solamente en el conejo y en la rata. En estas especies se han estudiado además los efectos de la castración y del tratamiento con hormonas gonadales sobre estas características de los movimientos pélvicos, encontrándose que en el conejo, la ritmicidad y el vigor de los movimientos se alteran por la castración y se restituyen con el tratamiento hormonal, mientras que en la rata las características de los movimientos pélvicos copulatorios no se alteran por la castración.

Dado que el cobayo, aún siendo un roedor como la rata, se asemeja al conejo en algunas manifestaciones de su conducta copulatoria como es el hecho de que la eyaculación puede ocurrir en la primera inserción peneana, fue de interés estudiar en esta especie las características de los movimientos pélvicos copulatorios y los efectos de la castración y del tratamiento reconstitutivo con testosterona sobre ellas.

En este trabajo se estudiaron mediante una técnica acelerométrica y poligráfica las características de los movimientos pélvicos copulatorios y de los contactos genitales de un grupo de 19 cobayos macho, albinos, adultos, sometidos a tres pruebas semanales de actividad sexual (Estudio I); de ellos, siete sujetos fueron castrados y sometidos inicialmente a 10 registros poligráficos semanales hasta la pérdida completa de la actividad sexual y posteriormente a 8 -

15 registros semanales más bajo el tratamiento sc reconstitutivo diario con 1 mg de propionato de testosterona (PT), hasta la recuperación de la conducta sexual completa; cuatro cobayos fueron sometidos a registros poligráficos semanales similares, bajo el efecto de manipulaciones simuladas (testigo) como control (Estudio II).

Los trenes de movimientos pélvicos que se realizaron durante las respuestas de monta, de intromisión y de eyacuación se presentaron como series de oscilaciones rítmicas y regulares cuya duración difirió entre unas respuestas y otras, siendo más largas las de las montas (1.18 ± 0.07 seg; \bar{X} de $\bar{X} \pm EE$) que las de las respuestas de intromisión (0.57 ± 0.04 seg) y de eyacuación (0.50 ± 0.06 seg) y sus frecuencias presentaron un rango entre 11.27 ± 0.18 y 11.89 ± 0.28 movs/seg. El vigor de los movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de monta generó señales de 0.116 ± 0.026 mV ($\bar{X} \pm DS$).

En las respuestas de intromisión, el contacto genital que se estableció durante la inserción peneana intravaginal (1.44 ± 0.06 seg) estuvo acompañado por la interrupción de la serie de movimientos pélvicos rápidos y por la presentación de movimientos pélvicos intravaginales lentos (1 a 2 por segundo) durante periodos variables de 1 a 4 seg. En las respuestas de eyacuación, la inserción peneana (3.82 ± 0.34 seg) estuvo acompañada por la interrupción de la serie breve de movimientos pélvicos extravaginales rápidos, por la presentación de un periodo breve de 3 a 5 movimientos intravaginales lentos y por la presencia de dos series de movimientos intravaginales: un periodo variable de vibraciones muy rápidas (30 a 40 por seg) y de muy escaso vigor y una serie muy constante de movimientos pélvicos rítmicos intravaginales de poco vigor y de frecuencia similar (12.34 ± 0.23 movs/seg) a la de los movimientos extravaginales.

La castración provocó una disminución en la capacidad de los sujetos para lograr la inserción peneana intravaginal y la eyacuación; las montas siguieron

presentándose por periodos variables de tiempo, disminuyendo en forma paulatina hasta que los sujetos dejaron de montar a las 10 semanas postcastración. Las montas presentaron trenes de movimientos pélvicos con las mismas características de frecuencia y ritmicidad que las de los sujetos intactos, pero la duración del tren de movimientos pélvicos disminuyó (0.77 ± 0.05 seg) así como el vigor en algunas respuestas durante las pruebas (0.084 ± 0.024 mV).

Bajo el tratamiento con PT, los sujetos castrados recuperaron la actividad sexual en forma paulatina, primero la respuesta de monta, después las respuestas de intromisión y de eyaculación hasta la semana 16 en que esta respuesta se presentó en forma estable. En respuesta al tratamiento hormonal, los Ss presentaron respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación con características motoras similares a las de ellos mismos en su condición de sujeto intacto y similares a las del grupo testigo.

Dado que la castración en el cobayo, al igual que en la rata, no modificó las características de frecuencia y ritmicidad de los movimientos pélvicos copulatorios y en cambio, redujo el vigor de dichos movimientos a semejanza de lo que ocurre en el conejo, podemos concluir que en el cobayo, algunas características funcionales de los circuitos neurales involucradas en la expresión de las respuestas motoras de la actividad copulatoria son dependientes de andrógenos, pero otras no; por lo tanto, el cobayo parece representar un modelo diferente a los dos modelos propuestos por Beyer y González Mariscal (1992) en cuanto a la regulación hormonal de las características de frecuencia, ritmicidad y vigor de los movimientos pélvicos copulatorios.

SUMMARY

Studies concerning male sexual behavior in mammals have provided in general only limited information about the motor components of copulation. One of the most characteristic features of this activity in male mammals is the execution of rhythmic alternate pelvic thrusting movements over the female's rump which facilitate intravaginal penile insertion and ejaculation.

Detailed descriptions of the temporal (duration, frequency) and dynamic (rhythmicity, vigor) characteristics of copulatory pelvic thrusting and on the effects that castration and hormonal treatment exert on these characteristics have been reported only in the rabbit and in the rat; in the rabbit, the rhythmicity and vigor of pelvic thrusting are altered by castration and recover their characteristics in response to sex hormone treatment while in the rat copulatory pelvic thrusting is not altered by castration. Since the guinea pig, being a rodent as the rat, shares some characteristics of its reproductive behavior with the rabbit as the fact that ejaculation may occur in the first penile insertion, it was of interest to study in this species the characteristics of copulatory pelvic thrusting and the effects of castration and testosterone restorative treatment on them.

The characteristics of copulatory pelvic thrusting and genital contacts performed by 19 male adult guinea pigs during three weekly tests of sexual behavior were studied by using an accelerometric and polygraphic technique (Study I); seven subjects (Ss) were castrated, and testing including polygraphic recordings of their motor and genital responses at copulation was continued during 10 weeks until they ceased copulating, and then for 8 - 15 weeks under daily sc treatment with 1 mg testosterone propionate (TP) until sexual behavior was fully restored; four animals were subjected to similar weekly tests and polygraphic recording of their responses under the effect of sham procedures as a control (Study II).

Pelvic thrusting trains displayed during mount, intromission and ejaculation responses appeared as series of rhythmic and regular oscillations which differed in their duration, being longer in mounts (1.18 ± 0.07 sec; \bar{x} de $\bar{x} \pm SE$) than in intromission (0.57 ± 0.04 sec) and in ejaculation (0.50 ± 0.06) responses and showing frequencies of 11.27 ± 0.18 to 11.89 ± 0.28 thrusts/sec. Vigor of pelvic thrusting at mounts generated signals of 0.116 ± 0.026 mV ($\bar{x} \pm DS$).

The genital contact maintained at penile insertion during the intromission responses (1.44 ± 0.12 sec) coincided with the interruption of fast preinsertion pelvic thrusting and with the execution of slow intravaginal thrusting (1 to 2 thrusts/sec) during variable periods of 1 to 4 sec. At ejaculation behavior responses, the genital contact held at penile insertion was of longer duration (3.82 ± 0.34 sec) than in intromission responses, coincided also with the interruption of fast preinsertion pelvic thrusting, and with the execution of three to five slow intravaginal thrusts, which were followed by two series of fast intravaginal thrusting only present at ejaculation responses: a variable period of weak pelvic vibrations (30 to 40 per sec) and a characteristic series of rhythmic intravaginal thrusting of lower vigor but similar frequency (12.34 ± 0.23 thrusts/sec) to those of extravaginal thrusting.

Castration resulted in a reduction of the ability of subjects to achieve penile insertion and ejaculation; mounts were present during variable periods of time, but gradually reduced their incidence until Ss ceased mounting 10 weeks after castration. During that period, mounts showed pelvic thrusting trains with the same characteristics of frequency and rhythmicity as those of intact and testigo animals, but of shorter duration (0.77 ± 0.05 sec) and showing lower vigor (0.084 ± 0.024 mV).

Under TP treatment, castrated subjects gradually recovered mounting and intromission responses, and at 16 weeks of treatment the ejaculation behavior

was fully restored. In response to hormonal treatment the castrated Ss showed mount, intromission and ejaculation behavioral responses with motor and genital characteristics similar to those of these Ss when intact, and similar to those of the sham group.

Since in the guinea pig, as in the rat, castration did not alter the frequency nor the rhythmicity of pelvic thrusting, but reduced the vigor of thrusting as it is the case in the rabbit, we can conclude that in the guinea pig some of the functional characteristics of the neural circuits involved in the expression of motor responses at copulation are dependent on androgen, but not others; thus, the guinea pig seems to represent a different model to those proposed by Beyer and González-Mariscal (1992) in relation to the hormonal regulation of vigor, frequency and rhythmicity of copulatory pelvic thrusting.

I.- INTRODUCCION

El comportamiento sexual es el resultado de una serie de interacciones continuas, precisas e integradas entre la hembra y el macho de una especie que tienen por objetivo la diversidad genética y la perpetuación de las especies. El comportamiento sexual incluye respuestas que varían de acuerdo a la especie y son a menudo altamente estereotipadas (Dewsbury, 1979).

El comportamiento sexual resulta de la interacción de numerosos factores tanto internos como externos, representa la actividad del sistema nervioso central (SNC), su expresión es propiciada por la acción de las hormonas gonadales sobre el SNC, se desencadena en respuesta a un estímulo sexual adecuado, varía a través de la vida del individuo en función de la edad y la experiencia y es modulado por factores sociales y ambientales (Dewsbury, 1979; Larsson, 1979).

La conducta sexual en su conjunto incluye una secuencia de conductas precopulatorias, respuestas copulatorias y conductas posteyaculatorias (Dewsbury, 1979). Estas respuestas comprenden una serie de componentes motores y viscerales de cuya coordinación depende el éxito reproductor del macho.

1.- DESCRIPCION GENERAL DE LA CONDUCTA SEXUAL EN MAMIFEROS.

El cortejo y otras conductas precopulatorias pueden durar desde unos pocos segundos en algunas especies como el mono rhesus y la rata en las que el macho olfatea a la hembra e inicia inmediatamente la copulación, o varios minutos u horas que involucran secuencias complejas de respuestas motoras y estimulación multisensorial en otras especies como el elefante y el delfín (Meisel y Sachs, 1994). En varios grupos de mamíferos es común que en este período la pareja emita vocalizaciones audibles (Harper, 1976) o ultrasónicas (Geyer y

Barfield, 1978; Geyer y cols., 1978) que aumentan la excitación sexual de ambos compañeros. En general el macho roza su cuerpo con el de la hembra y se mueve por debajo o sobre el torso de ella. En esta etapa se lleva al cabo la investigación olfativa y gustativa de la región perineal de la hembra. Una hembra en estro responde al comportamiento del macho con una breve carrera característica que tiende a promover la investigación por parte del macho como en el caso de la rata o bien permaneciendo inmóvil después de una breve persecución y adoptando la posición de receptividad o lordosis como en el caso del hamster y del cobayo.

Los fenómenos fundamentales de la actividad copulatoria masculina de los mamíferos son la monta del macho sobre la hembra, la intromisión peneana intravaginal y la eyaculación. Algunas especies como el conejo, el gato, el perro, los rumiantes y el mono rhesus pueden mostrar estos tres fenómenos en la primera respuesta copulatoria, de modo que al montar a la hembra y lograr la intromisión peneana ocurre la eyaculación (Dewsbury, 1979). En otras especies como la rata, el hamster, el gerbo, el ratón y el mono ardilla, el macho realiza varias montas sin intromisión peneana, varias montas con intromisión peneana (respuestas de intromisión) y solo al cabo de una serie de respuestas de intromisión presenta la respuesta conductual de eyaculación (Dewsbury, 1979). La monta en general se caracteriza porque el macho se trepa en la grupa de la hembra la cual, dependiendo de la especie, se encuentra ya en una posición de receptividad o bien la adopta en respuesta a la monta; el macho realiza palpación y sujeción de los flancos con las patas delanteras y ejecuta movimientos pélvicos rítmicos en sentido antero-posterior pero no logra la intromisión peneana intravaginal. Cuando las montas no están acompañadas por la palpación de los flancos y por movimientos pélvicos, se les considera como montas incompletas. La respuesta de intromisión se caracteriza porque el macho realiza el mismo tipo

de trepe, palpación y sujeción de los flancos y movimientos pélvicos que en la monta, pero en un movimiento pélvico vigoroso hacia adelante logra la inserción peneana intravaginal; ésta puede ser breve, de 200 a 400 mseg como en la rata, de aproximadamente 2.4 seg como en el hamster o tan prolongada de hasta 14.3 min como en los cánidos (Dewsbury, 1979). Los machos de casi todas las especies de mamíferos muestran movimientos pélvicos rítmicos que facilitan la inserción peneana intravaginal; no así los rumiantes como el toro y el carnero que logran rápidamente la inserción peneana al montar (Hafez, 1974). El papel de la hembra no es pasivo y su actividad locomotora, incluyendo los movimientos orientados hacia el macho, tiende a provocar la monta y a asegurar que el macho esté adecuadamente orientado con respecto a la hembra. Durante la monta, las hembras de algunas especies de roedores no únicamente adoptan la postura de lordosis, sino que mueven su región perineal orientándola hacia el pene del macho (Noble, 1979). Sin estos movimientos de ajuste postural, la habilidad del macho para llevar al cabo la intromisión se reduce considerablemente. En muchas especies, inmediatamente después de la intromisión los machos presentan el acicalamiento de la región genital, aunque algunas especies también lo pueden presentar después de la monta, por lo que este acicalamiento no es un indicador válido para distinguir entre una monta y una intromisión. En las especies que presentan varias intromisiones antes de la eyacuación, el número de intromisiones y el intervalo entre intromisiones varía de acuerdo a la especie en estudio; este intervalo puede ser tan corto como de 5 a 15 seg en los hamsters y la rata o de 36 a 215 seg como en el ratón y el gerbo (Dewsbury, 1979). Este intervalo concluye con la emisión de vocalizaciones ultrasónicas, el husmeo de la región anogenital de la hembra y la realización de una nueva respuesta de intromisión (Barfield y Geyer, 1975).

En las descripciones conductuales el término "intromisión" se da a las

conductas en las que los machos exhiben movimientos corporales característicos de la respuesta en la que ocurre la inserción peneana intravaginal, ya que es frecuente observar, tanto en condiciones normales como bajo el efecto de alguna manipulación experimental, que la respuesta motora se presenta aún cuando no se logre la inserción peneana intravaginal (Sachs y Barfield, 1976).

La respuesta conductual de eyaculación es una monta en la cual se logra la inserción peneana intravaginal y ésta se mantiene hasta que ocurre la expulsión seminal. Durante este período el macho mantiene sujeta a la hembra y realiza movimientos pélvicos rítmicos rápidos y/o movimientos espasmódicos asociados con la expulsión seminal (Dewsbury, 1979). Esta serie de movimientos incluye contracciones de los músculos esqueléticos de la cadera, de las patas traseras y delanteras, así como de los músculos estriados del área perineal, el isquiocavernoso, el bulbocavernoso y el elevador del ano (Holmes y cols., 1991); estos movimientos van seguidos por la desmonta lenta. La respuesta visceral eyaculatoria comprende dos etapas: la emisión seminal que es el transporte del líquido de las vesículas seminales y de otras glándulas secretoras, así como de los espermatozoides del vaso deferente hacia la parte más interna de la uretra y la eyaculación propiamente dicha, que es la salida del líquido seminal mediante una contracción vigorosa de la musculatura perineal estriada. En las descripciones conductuales, el término "eyaculación" se refiere a las conductas en las que se presentan los movimientos corporales asociados con la expulsión vigorosa del semen, ya que se puede presentar la respuesta motora sin que ocurra la respuesta visceral. Después de la eyaculación se presenta un intervalo de acicalamiento genital y el macho entra en un período de inactividad sexual llamado intervalo posteyaculatorio, cuya duración varía de acuerdo a la especie.

A cada secuencia de respuestas de monta y de intromisión hasta culminar con la eyaculación se le llama serie eyaculatoria, la cual se diferencia de la serie

copulatoria, en que esta última incluye al intervalo posteyaculatorio (Dewsbury, 1979). El número de series copulatorias que puede realizar un individuo en una sesión de prueba varía también de acuerdo a la especie. El tiempo de prueba se establece por lo tanto para cada especie dependiendo del curso temporal característico de sus respuestas. Las evaluaciones de la actividad sexual se pueden realizar en pruebas en las que sólo se estudie la primera serie copulatoria, o bien en pruebas en que se permita al animal llegar a la extenuación sexual. Usualmente un período de 30 a 60 minutos sin mostrar respuestas copulatorias es un criterio para considerar al macho sexualmente exhausto (Beach y Jordan, 1956).

2.- DESCRIPCION DE LA CONDUCTA COPULATORIA DEL COBAYO MACHO.

El cobayo (Cavia porcellus) es utilizado para estudios de reproducción porque es dócil y de fácil manejo y la hembra tiene signos tanto anatómicos como conductuales distintivos del estro. La hembra ovula espontáneamente y a diferencia de la generalidad de los roedores presenta un cuerpo lúteo activo secretor y un ciclo estral largo, de 16 días (Sisk y Dudley, 1976). Bajo condiciones de laboratorio, el cobayo doméstico es poliestro y su reproducción no es estacional, aunque se han reportado variaciones estacionales en la reproducción relacionadas con los cambios en el fotoperiodo (Sisk y Dudley, 1976)

El cobayo tiene un tiempo de gestación de 67 a 71 días. La pubertad se presenta a las 10 semanas (Sisk y Dudley, 1976), aunque otros autores han reportado un rango amplio que abarca entre 11 y 19 semanas, considerándose completa cuando los órganos reproductivos son funcionales y el animal presenta características sexuales secundarias desarrolladas. Se considera que la madurez sexual se inicia cuando el eyaculado contiene espermatozoides móviles en

concentraciones iguales a las del adulto y está relacionada con la secreción de andrógenos, reportándose un aumento en la testosterona plasmática que coincide con el inicio del comportamiento sexual en el cobayo macho entre las 3 y 4 semanas de edad (Sisk y Dudley, 1976).

A los 30 o 31 días de nacido el cobayo macho presenta las primeras montas con movimientos pélvicos, las primeras respuestas de intromisión aproximadamente a los 45 días y la primera conducta de eyaculación a los 56 días. La primera expulsión de espermatozoides se observa entre los 48 y los 70 días, pero la primera eyaculación fértil ocurre a los 81 días (Phoenix, 1967). Las edades pueden variar ya que se encuentran diferencias individuales, pero el orden de aparición de los tres componentes conductuales siempre es el mismo; después de la castración el comportamiento se pierde en orden inverso a como apareció y con la restitución hormonal vuelven a aparecer en el mismo orden.

Cuando una hembra en estro es colocada con un cobayo macho adulto sano, éste se aproxima, olfatea alguna parte de su cuerpo y emite un ronroneo que es característico y que ha sido descrito desde 1925 por Avery, en 1927 por Louttit y por Berryman en 1970 (Harper, 1976). Este ronroneo se presenta en ráfagas de frecuencias que se localizan en la banda de 0 a 3.4 kHz, con duración de 0.03 a 0.10 seg, con intervalos entre cada ráfaga de 0.025 seg y en grupos de 50 ráfagas. El macho camina cerca de la hembra, la roza con su cuerpo, realiza investigación olfativa y gustativa, mordisquea la oreja y el pelo de la hembra, frota su nariz en la grupa de la hembra e intenta la monta. De esta forma, la hembra adopta la posición de lordosis. Al llevarse al cabo la monta, el pene del macho se extiende y el macho realiza una serie de movimientos pélvicos rápidos. La posición de la pareja y la ejecución de los movimientos pélvicos hacen posible la penetración del pene en la vagina. Al lograrse la intromisión, la frecuencia de movimientos pélvicos se reduce a aproximadamente 2 movs/seg, tomándose esto

como un indicador de que la intromisión ha ocurrido. La duración de la intromisión es variable y si no ocurre la eyaculación, el macho desmonta en forma lenta. El número de intromisiones que presenta el cobayo antes de eyacular varía de 1 a 13 con una moda de 1, el 50% de los sujetos realizan de 1 a 3 intromisiones antes de eyacular (Phoenix, 1967) y el número promedio del grupo, de acuerdo con otro autor, es de 6.4 (Gerall, 1958). Se debe aclarar en relación a estos valores que lo que estos autores consideran "una intromisión antes de la eyaculación" es la inserción peneana intravaginal que ocurre en la propia respuesta conductual de eyaculación y que es seguida por la expulsión seminal; de este modo, el cobayo se asemeja al conejo en cuanto a que puede presentar la eyaculación en la primera intromisión peneana y difiere del gerbo y de la rata, los cuales muestran muchas más intromisiones (de 8 a 12) antes de la eyaculación. En los casos en que el cobayo presenta varias intromisiones antes de la eyaculación, la duración del intervalo interintromisiones es de 44 seg y la duración del intervalo entre la primera intromisión y la eyaculación es de 285 seg en promedio (Phoenix y cols., 1967; Gerall, 1958). La eyaculación ocurre en una monta con inserción peneana, después de 1 o más movimientos pélvicos lentos intravaginales; el macho se detiene con el pene totalmente insertado dentro de la vagina de la hembra y tira de los flancos de ella como en un espasmo. Esta posición se mantiene por 1 a 3 seg y es posible que la hembra lance lejos al macho para cambiar de posición. Si esto no ocurre, éste desmonta de una manera comparable a la que muestra durante las montas con intromisión pero sin eyaculación (Phoenix y cols., 1967). Usualmente el tiempo requerido para que se lleve al cabo la eyaculación es de menos de 10 min (Grunt y Young, 1952a).

En los 5 a 10 minutos posteriores a la eyaculación, ambos compañeros se acicalan y limpian sus genitales y el macho invariablemente arrastra sus genitales en el piso de la caja con movimientos estereotipados; extiende las patas traseras

en posición lateral respecto de las delanteras, con las cuales se arrastra, dejando la región anogenital en contacto con el piso. Esto indica que la eyaculación ha ocurrido. Después de la eyaculación el macho queda en un período de inactividad sexual, en el cual no responde al estímulo de la misma hembra, durante 30 minutos, al pasar este tiempo cuando se reemplaza la hembra por otra receptiva, solo el 10 % de los machos llegan a eyacular por segunda ocasión en una prueba de 60 minutos (Grunt y Young, 1952b).

3.- REGULACION NEURAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA.

Beach (1967) sugirió la existencia de dos mecanismos neurales en el control de la conducta sexual masculina:

- 1.- Un mecanismo motivacional que controla el inicio de la actividad sexual a través de centros cerebrales superiores y
- 2.- Un mecanismo copulatorio que involucra en parte estructuras espinales y mielencefálicas que controlan la ejecución de la actividad copulatoria.

Se sabe que el mecanismo motivacional se estimula por la acción de esteroides sexuales y se ha considerado, en cambio, que el mecanismo copulatorio no depende de ellos (Beach, 1967). Esto se describirá con mayor detalle a través de las evidencias experimentales que se presentan más adelante. La información acerca de la regulación neural de los aspectos motivacional y consumatorio de la conducta sexual se ha obtenido a través de técnicas de lesión y/o de estimulación de áreas circunscritas dentro del SNC.

Los bulbos olfatorios principal y accesorio de los mamíferos machos juegan un papel importante en la regulación neural de la cópula. En estudios en los que se han practicado lesiones de estas estructuras se observan alteraciones conductuales de grado variable dependiendo de la especie (Powers y Winans,

1975; Meisel y cols., 1980; Meredith y cols., 1980) que consisten en la eliminación de la cópula o la reducción del porcentaje de machos que eyaculan porque no logran iniciar la cópula o mantenerla y tardan más tiempo para realizar intromisiones y eyaculaciones. En el cobayo macho, la bulbectomía total produce deficiencias variables en la cópula, en tanto que la eliminación del órgano vomeronasal no le afecta (Beauchamp y cols., 1977; Beauchamp y cols., 1982).

La amígdala también participa en la integración de la conducta sexual de los machos en distintas especies de roedores. Las lesiones realizadas en la amígdala basolateral no interrumpen la cópula en la rata macho (Giantonio y cols., 1979; Harris y Sachs, 1975) o en el hamster (Lehman y Winans, 1983) y por el contrario, estas lesiones provocan que la rata macho copule más rápidamente que los machos control (Harris y Sachs, 1975). Las lesiones en la amígdala corticomedial en cambio, interrumpen la cópula en la rata macho, presentándose latencias de eyaculación largas y pocas eyaculaciones antes de que el animal se encuentre sexualmente exhausto; además, los sujetos presentan un incremento en el número de intromisiones que preceden a la eyaculación e intervalos largos entre las intromisiones (Giantonio y cols., 1979; Harris y Sachs, 1975). De la amígdala corticomedial salen fibras que llegan a través de la estria terminalis hasta el núcleo basal de la misma, así como al área preóptica media (Krettek y Price, 1978). De este modo, las lesiones de la estria terminalis o del núcleo basal de las ratas macho pueden producir deficiencias copulatorias similares a las que se observan cuando se lesiona la amígdala corticomedial, lo que sugiere que no hay procesamiento de la información copulatoria o éste es muy escaso en las neuronas del núcleo basal de la estria terminalis y que este núcleo sirve principalmente para el relevo de la información de la amígdala al área preóptica media (Giantonio y cols., 1979).

Si se lesiona el área preóptica media se bloquea en forma importante la

cópula en las ratas macho, ratón, cobayo, hamster, gerbo, perro, gato, cabra, mono rhesus, aves, algunas lagartijas y en algunos peces (Meisel y Sachs, 1994). Debido a la severidad de los efectos de las lesiones del área preóptica media y la variedad de especies en las cuales se han encontrado, se ha considerado a esta región como un área en donde convergen varias influencias para que el macho ejecute la cópula (Meisel y Sachs, 1994).

La falta de habilidad para copular que presentan los machos con lesiones en el área preóptica medial no es un problema de motivación sexual sino de una falla para integrar la información sensorial con una salida conductual apropiada (Meisel y Sachs, 1994).

Las eferentes primarias del área preóptica media proyectan al mesencéfalo por el fascículo medial del cerebro anterior (Swanson, 1976). Lesiones en la región tegmental lateral dorsal y medial con respecto a la sustancia nigra eliminan la cópula en las ratas macho (Meisel y Sachs, 1994). Las lesiones en el núcleo peripeduncular no provocan alteraciones adicionales de la cópula; sin embargo, las conexiones anatómicas de este núcleo indican que puede relevar la información sensorial proveniente del nervio pudendo (Carrer, 1978) hacia el área preóptica media, al menos la que va a través de la amígdala (Mascó y Carrer, 1980). Parece que las neuronas del campo tegmental central son un componente importante de la vía neural para la integración de la cópula. Lesiones en el área tegmental dorsal, ventrolateral a la sustancia gris central del mesencéfalo, o del área tegmental ventral, aceleran la cópula en las ratas macho. Este aumento de la cópula se refleja principalmente en una reducción del intervalo posteyaculatorio (Meisei y Sachs, 1994).

En la rata macho, la estimulación eléctrica del área preóptica media acelera la cópula al reducir el número de montas e intromisiones que preceden a la eyaculación, así como la latencia de eyaculación y el intervalo posteyaculatorio

(Meisel y Sachs, 1994). Efectos similares se observan al estimular la zona del hipotálamo que circunda al fascículo medial del cerebro anterior (Meisel y Sachs, 1994), confirmando que el área preóptica media y sus vías eferentes son importantes para la iniciación y ejecución de la cópula. En los monos rhesus la estimulación eléctrica del área preóptica media y del fascículo medial del cerebro anterior provoca erección peneana y algunas veces eyaculación sin que haya estimulación peneana táctil (Meisel y Sachs, 1994). En las ratas macho se presenta emisión seminal en ausencia de respuestas genitales luego de la estimulación eléctrica del área preóptica media o del fascículo medial del cerebro anterior. (Agmo y cols., 1977; Szechtman y cols., 1978); sin embargo, es poco probable que estas estructuras sean necesarias para la erección o la emisión seminal ya que su lesión no afecta la emisión seminal espontánea ni los reflejos peneanos (Meisel y Sachs, 1994).

Al área tegmental llegan importantes eferentes del área preóptica media a través del fascículo medial del cerebro anterior. La estimulación eléctrica del área tegmental ventral también facilita la cópula en ratas macho, de forma similar a la que se observa por la estimulación del fascículo medial del cerebro anterior (Meisel y Sachs, 1994).

De acuerdo con un modelo propuesto por Mogenson y cols (1980) para la ejecución de conductas motivadas, los estímulos del ambiente externo e interno tienen acceso a las estructuras del cerebro anterior, como son los bulbos olfatorios, la amígdala, el área preóptica media y el hipotálamo. La integración de esta información es la base del estado motivacional del sujeto. El cerebro anterior transmite este estado de motivación al área tegmental ventral, en donde se releva hacia el estriado ventral, en particular al núcleo accumbens, el cual proyecta hacia los ganglios basales. El núcleo accumbens se considera una estructura integral, que forma la interfase neural entre las regiones que integran el estado

motivacional del animal y los sistemas motores capaces de organizar los movimientos que le permiten al animal ejecutar las conductas motivadas. El núcleo accumbens proyecta hacia el área subpálida y al núcleo pálido ventral, de donde salen proyecciones hacia el tallo cerebral a una región denominada región locomotora mesencefálica y en particular al núcleo pedunculopontino. La región locomotora mesencefálica está involucrada en la ejecución de los movimientos rítmicos de locomoción (Shik y Orlovsky, 1976), y se ha considerado al núcleo pedunculopontino como la vía final común de las señales que descienden del cerebro anterior (Mogenson y Yang, 1991). Aunque las proyecciones corticales y límbicas hacia el núcleo pedunculopontino probablemente determinan la respuesta locomotora, las características temporales de la misma se integran a este nivel y la información desciende de ahí a los circuitos espinales motores para su ejecución (Mogenson y Yang, 1991).

4.- REGULACION HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA DE LOS MAMIFEROS.

La conducta sexual masculina de los mamíferos depende de la acción de las hormonas testiculares sobre el SNC; de ahí que la castración, además de que provoca cambios en la morfología de los órganos sexuales accesorios con atrofia y pérdida de su función secretora y desqueratinización de las papilas cornificadas del epitelio peneano, provoca también cambios en la conducta copulatoria: en la rata el primer componente en desaparecer es la respuesta de eyaculación (Beach y Westbook, 1968), el segundo componente es la respuesta de intromisión (Sachs y Meisel, 1988), en tanto que la respuesta de monta y los elementos del comportamiento precopulatorio como son el olfateo y el roce son los últimos en desaparecer (Sachs y Meisel, 1988).

Existe gran variabilidad en el curso temporal de la disminución de la actividad sexual masculina en los mamíferos dependiendo de la especie y aún dentro de la misma especie entre los individuos; sin embargo los cambios que acompañan a la castración son similares en otras especies de mamíferos, siendo la monta menos afectada por la castración que la intromisión y la eyaculación en el hamster, cobayo, gato y mono rhesus (Sachs y Meisel, 1988).

Los cambios en los parámetros conductuales que se presentan como resultado de la castración indican que no sólo la motivación sexual, sino que también la ejecución puede ser afectada por las hormonas gonadales; así, la latencia de eyaculación se alarga, el número de montas sin intromisión se incrementa y disminuye la capacidad para sostener la erección en la rata macho, gato, perro y el mono rhesus (Sachs y Meisel, 1988) y se ha observado un aumento en la incidencia e intensidad de algunas respuestas peneanas luego de la administración de andrógenos en ratas espinales (Hart, 1967, 1978). No sólo las respuestas genitales, sino también las respuestas motoras copulatorias pueden ser afectadas por la ausencia de hormonas gonadales; por ejemplo en el conejo, empleando la técnica acelerométrica, se han descrito alteraciones en el vigor y en el ritmo de los movimientos pélvicos copulatorios a consecuencia de la castración (Beyer y cols., 1980); estos cambios en las características de las respuestas motoras ocurren antes de que disminuya el número de montas por prueba, sugiriendo que estas características de ejecución son más sensibles a la falta de andrógenos, que la motivación sexual (Beyer y cols., 1980). En cambio, en la rata, una alta proporción de sujetos dejan de mostrar actividad copulatoria en las primeras semanas después de la castración y en los otros sujetos, la castración elimina gradualmente las respuestas copulatorias pero, en tanto se sigan presentando, las características de frecuencia, regularidad y vigor de los movimientos pélvicos son similares a las del animal intacto, por lo que se ha

sugerido que la castración no modifica en la rata la función del mecanismo copulatorio en cuanto a la expresión de los fenómenos motores de la conducta sexual (Beyer y cols., 1981; Morali y cols., 1986).

5.- REGULACIÓN HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA DEL COBAYO MACHO.

En el cobayo macho, al igual que en los mamíferos machos de otras especies, las hormonas sexuales secretadas por los testículos tienen efectos importantes en los procesos reproductivos; al inicio de la pubertad los testículos secretan cantidades mayores de andrógenos en comparación a las que secretaban antes de la misma, así estos andrógenos actúan sobre las estructuras neurales responsables de la expresión del comportamiento sexual. Así, la madurez sexual del cobayo macho está relacionada con el incremento en la secreción testicular de testosterona dando como resultado una alta concentración de este andrógeno en el plasma. Por otro lado, se ha visto que antes de la pubertad se encuentra una concentración más alta de androstendiona que de testosterona, pero al llegar el sujeto a la pubertad la relación se invierte, siendo esto a expensas del incremento de la secreción de testosterona, porque la androstendiona no modifica sus niveles (Rivarola y cols., 1968; Resko, 1970).

La castración afecta la cantidad de testosterona circulante en el plasma al provocar una disminución continua rápida de esta hormona de modo que ya no se puede detectar a las 6 h posteriores a la cirugía. A pesar de este hecho, el comportamiento sexual persiste por varias semanas (Phoenix y cols., 1967; Resko, 1970). Es improbable que la persistencia del comportamiento sexual sea debida a la secreción de andrógenos por la glándula adrenal, ya que la adrenalectomía sumada a la castración no acelera la pérdida del comportamiento

sexual (Resko, 1970). La concentración de testosterona en la vena adrenal es muy pequeña en comparación con la de la vena espermática, lo que indica que los testículos son la mayor fuente de secreción de testosterona en el cobayo macho adulto y las adrenales no secretan una cantidad significativa de testosterona (Bullock y New, 1971). Usando testosterona radioactiva se ha visto que la vida media de la hormona en el hipotálamo y en el cerebelo es corta (Resko y cols., 1967) y aunque la testosterona es rápidamente metabolizada, es la responsable de una serie de respuestas celulares que hacen posible la persistencia del comportamiento sexual después de que la hormona ha sido removida de sus sitios blanco.

La castración del cobayo macho provoca la misma secuencia de cambios conductuales que en otros mamíferos, perdiéndose primero la conducta de eyaculación, después la conducta de intromisión y por último disminuye la frecuencia de monta hasta que ésta desaparece (Grunt y Young 1952; Phoenix, y cols., 1967).

La conducta sexual se restablece con la administración de andrógenos, mostrando una recuperación gradual de acuerdo a la continuidad del tratamiento. Los componentes del comportamiento sexual se recuperan en orden inverso a como se perdieron. La monta es el primer componente que se recupera y la eyaculación el último. La incidencia de respuestas de monta en los cobayos macho castrados no depende en forma lineal de la cantidad de testosterona que reciban, ya que hay un umbral de estimulación hormonal necesario para activar la monta y una vez que el umbral es alcanzado por los machos, ellos montan con una incidencia similar (Roy y Goy, 1988). El nivel de actividad sexual precastración se restablece en el cobayo macho después de aproximadamente 9 a 15 semanas de tratamiento con 25 µg de propionato de testosterona por 100 g de peso corporal por día (Grunt y Young, 1952a; Phoenix y cols., 1967).

En cobayos machos castrados a diferencia de otros roedores como por ejemplo la rata (Beyer, 1979) se ha encontrado que la dihidrotestosterona (DHT) es casi tan efectiva como la testosterona para estimular el comportamiento sexual; así, 50 mg de DHT sc estimulan la eyaculación en el 90% de los sujetos (Alsum y Goy, 1974; Butera y Czaja, 1985). En experimentos en los que se implantó DHT en el área preóptica media se ha observado que el número de cobayos que efectúa montas, intromisiones y eyaculaciones es significativamente más alto en comparación con los animales a los cuales se les inyecta la DHT sc o se implanta en cánulas subcutáneas, lo que indica que el efecto de la DHT se realiza en el sistema nervioso central a nivel supraespinal ya que este metabolito no aromatizable de la testosterona no difundió del implante central a los tejidos periféricos sensibles a hormonas, como son el epidídimo y el pene, los que se mantuvieron igualmente atróficos en los sujetos castrados que en los que tuvieron el implante intracerebral (Butera y Czaja, 1989).

La testosterona y los metabolitos estrogénicos formados por la aromatización de la testosterona son efectivos para la activación del comportamiento de monta en hembras castradas; sin embargo, en machos castrados la aromatización de la testosterona no parece ser un requisito para la activación del comportamiento copulatorio (Roy y Goy, 1988) y los efectos de la testosterona no son interferidos al utilizar inhibidores de la aromatización (Alsum y Goy, 1974).

6.- REFLEJOS SEXUALES: ERECCION Y EYACULACION.

Una característica particular del comportamiento copulatorio es su relación con las respuestas genitales externas e internas y su integración con los mecanismos espinales que lo controlan (Hart y Melese-D'Hospital, 1983; Beach,

1967).

El epitelio peneano presenta papilas filiformes similares a las de la lengua que bajo la acción de los andrógenos se cubren con queratina cortical, característica del cabello, formando lo que se han llamado espinas peneanas, que se observan sobre la superficie del epitelio durante la erección del pene. Su papel es aparentemente sensorial ya que se encuentran terminales libres cerca de la base de la papila en el glande de la rata. En el glande del gato (Cooper, 1972) y de la rata (Calaresu y Mitchell, 1969) se han encontrado unidades receptoras (mecanorreceptores) de adaptación lenta (SA) y rápida (RA), cuya distribución se encuentra regionalizada; así, los receptores SA se localizan preferentemente en la parte distal del glande y los receptores RA en la región proximal. Se ha propuesto que las unidades SA pueden proveer al macho de la habilidad para orientar al pene hacia la región perineal de la hembra para lograr la inserción peneana (Hart, 1978), informar sobre los movimientos lentos, la presión y el estado de erección del pene (Johnson y cols., 1986). Las unidades RA se ha propuesto que proveen de información para reforzar la excitabilidad sexual, así como de la profundidad de la penetración durante la inserción peneana (Johnson y cols., 1986).

Los cuerpos eréctiles del pene son de dos tipos: un par de cuerpos cavernosos adheridos al isquion por medio de la crura y que ocupan la mayor parte del cuerpo del pene y el cuerpo esponjoso que rodea a la uretra y se extiende hasta el glande del pene. Los cuerpos eréctiles están compuestos en parte por músculo liso y por tejido vascular y su función está asociada con un grupo particular de músculos estriados. La flexión del pene en los roedores se encuentra en la unión del os penis al cuerpo cavernoso del pene (Hart y Melese-D'Hospital, 1983). El músculo isquiocavernoso rodea a la crura, se encuentra a cada lado de la raíz del pene y se continúa con los cuerpos cavernosos; este

músculo se inserta por un extremo en el hueso pélvico y proximalmente en la cápsula del pene y en los roedores llega hasta el os penis, de modo que la contracción de este músculo puede extender la flexión, produciendo los "flips" del glande, que son movimientos de extensión anterodorsales que permiten que el pene se oriente hacia el orificio vaginal durante las montas; si la flexión está anteriormente extendida, la contracción de los músculos isquiocavernosos pueden producir un movimiento dorsal peneano o un "flip" largo (Hart y Melese-D'hospital, 1983), que son esenciales para la inserción peneana durante la cópula (Holmes y cols., 1991). Cuando los cuerpos cavernosos son llenados con sangre, no se expanden en forma notable en cuanto al diámetro, pero el cuerpo se torna rígido desde el hueso pélvico hasta la punta cartilaginosa.

El cuerpo esponjoso tiene una cápsula delgada que puede ser expandida para permitir su dilatación. Las partes de este cuerpo eréctil incluyen el bulbo en la base del pene dentro del cual se encuentra el divertículo de la uretra, un cuerpo elongado y delgado que rodea a la uretra peneana y el glande, en el cual se encuentra centralmente el os penis. El músculo bulbocavernoso o bulboesponjoso rodea al bulbo de este cuerpo esponjoso (Hart y Melese-D'Hospital, 1983).

La base mecánica de la erección en muchas especies es una combinación de acciones vasculares, de músculo liso y estriado, aunque la contribución de cada uno de estos sistemas efectores varía de una especie a otra. Las acciones dentro de los cuerpos eréctiles involucran la relajación del músculo liso, permitiendo su expansión y un flujo incrementado de sangre, con el llenado de los intersticios corporales. Es posible que el llenado vascular del tejido eréctil sólo sea capaz de provocar un grado limitado de erecciones y "flips". Coordinadas con estas acciones vasculares están las de los músculos estriados perineales y la contracción de los músculo bulbocavernoso e isquicavernoso que cubren a los reservorios vasculares (bulbo peneano y crura) que tienen un efecto mecánico al

incrementar la presión de la sangre en el cuerpo peneano y por lo tanto aumenta su rigidez (Hart y Melese-D'Hospital, 1983).

El llenado del cuerpo esponjoso del pene con sangre induce su expansión y la erección del glande. El cuerpo esponjoso del pene se expande hasta un punto determinado dado que se encuentra rodeado de los cuerpos cavernosos del pene, pero si además se contrae el músculo bulbocavernoso al mismo tiempo, esto provoca una dilatación del glande en forma de copa, porque únicamente la parte medial del glande está libre para expandirse y el glande está anclado por un pequeño ligamento de tejido conectivo al cuerpo esponjoso del pene (Hart y Melese-D'Hospital, 1983).

Las erecciones siempre se acompañan de contracciones del músculo bulbocavernoso sin respuesta o con una respuesta muy pequeña del isquiocavernoso. Las erecciones con copa están acompañadas por contracciones vigorosas del bulbocavernoso y por actividad del isquiocavernoso (Hart y Melese-D'Hospital, 1983; Holmes y cols., 1991).

Durante la monta sin inserción peneana la actividad de los músculos isquiocavernosos precede a la del músculo bulboesponjoso proximal y se incrementa gradualmente hasta alcanzar un máximo durante la eyaculación (Holmes y cols., 1991). En las montas con intromisión la actividad del músculo bulboesponjoso proximal presenta dos fases distintas: la fase temprana con disparos de baja amplitud y frecuencia, similares a las de la monta, y la fase tardía que presenta una amplitud y frecuencia significativamente alta al efectuarse la inserción peneana intravaginal (Holmes y cols., 1991). Durante las intromisiones eyaculatorias, la actividad del bulboesponjoso proximal aumenta y presenta disparos con una duración mayor, una amplitud alta y una frecuencia mayor que en la intromisión (Holmes y cols., 1991). Se sugiere que el músculo bulbocavernoso puede estar involucrado en el proceso eyaculatorio y su

contracción puede forzar la salida del semen contenido en el divertículo uretral (Hart y Melese-D'Hospital, 1983).

Las vías eferentes para la regulación de la erección peneana comprenden: una eferencia que sale de la médula lumbosacra y viaja por el nervio pélvico, el plexo pélvico y el nervio cavernoso e inerva al cuerpo peneano y su vasculatura; el nervio pudendo que se origina de la médula espinal a nivel de L6 y S1 y tiene una rama motora y otra sensorial e inerva a los músculos peneanos; una eferencia que se cree que es enteramente simpática que sale de la médula espinal a nivel toracolumbar, sus fibras van por los nervios espláncnicos a través de la cadena simpática hasta el ganglio mesentérico inferior y de ahí forman el nervio hipogástrico y el nervio cavernoso e inervan a los genitales.

La información sensorial del pene viaja por el nervio peneano dorsal que es una rama del nervio pudendo y participa en forma importante en la intromisión y eyaculación; en el mono títi, por observación directa se ha descrito que los movimientos pélvicos que preceden a la intromisión parecen no depender de la información sensorial proveniente del pene, ya que se siguen presentando después de la sección del nervio peneano dorsal, en contraste con las respuestas de intromisión y de eyaculación que dejan de presentarse (Dixson, 1988). Esta rama lleva la información táctil del pene, aunque hay otras aferentes que llegan a la médula espinal por el nervio pélvico. El nervio dorsal del pene termina en la proximidad de motoneuronas somáticas y autónomas del mismo segmento espinal y tienen profusas proyecciones contralaterales (Nuñez y cols, 1986) y sus proyecciones pueden llegar a interneuronas (McKenna y Nadelhaft, 1986) que pueden hacer sinapsis con motoneuronas para que se lleve al cabo la erección. Estas características, así como la superposición de las aferentes y eferentes del pudendo y del pélvico (Roppolo y cols., 1985) pueden representar la base estructural para la rápida coordinación sensorimotora (Roppolo y cols., 1985;

Nuñez y cols., 1986) implícita en un patrón de intromisión que, como en el caso de la rata, tiene movimientos pélvicos previos a la inserción para "detección del contacto" (Dewsbury, 1979), que duran unos pocos milisegundos y hacen posible una intromisión de 200 a 400 mseg (Carlsson y Larsson, 1962).

Las ramas motora y sensorial del nervio pudendo contribuyen en forma diferente a la erección peneana durante la cópula y en la situación experimental "ex cópula" (Sachs y Liu, 1992). Durante la cópula la dificultad para que se lleve al cabo la eyaculación en las ratas a las que se ha cortado la rama sensorial y motora del nervio pudendo se debe a las deficiencias relacionadas con la intromisión, lo que provoca que no haya suficiente estimulación genital para que se lleve al cabo la eyaculación. La sección de la rama motora provoca deficiencias importantes en la erección refleja, manifiestas en la situación "ex cópula".

Existe influencia inhibitoria y excitatoria del cerebro sobre la médula espinal para los reflejos peneanos la cual ha sido estudiada en diversas condiciones (Rose, 1990). Se ha visto que en ratas con sección torácica los reflejos peneanos "ex copula" se incrementan en forma importante (Hart, 1967; Rose, 1990) y se ha propuesto que las influencias inhibitorias y excitatorias supraespinales actúan separadamente sobre el inicio y la generación de los reflejos a nivel espinal. Se considera que en animales espinalmente intactos el cerebro tiene influencia a nivel lumbosacro sobre la cópula y sobre los sistemas reguladores intrínsecos de la médula espinal (Sachs y Bitran, 1990).

En cuanto a la respuesta de eyaculación, ésta consta de dos etapas: la emisión seminal o transporte del fluido seminal hacia la uretra posterior, que depende de la contracción de los vasos deferentes, vesículas seminales, glándula prostática y cuello de la vejiga; y la eyaculación propiamente dicha, que es la expulsión de este fluido seminal y que depende principalmente de las

contracciones de la musculatura perineal estriada, principalmente de los músculos bulbocavernosos (Benson, 1988; Peterson y Stener, 1970).

Los vasos deferentes, la próstata, las vesículas seminales, el cuello de la vejiga y el pene son inervados por nervios autónomos provenientes del plexo pélvico, en tanto que la musculatura perineal estriada es innervada por el nervio pudendo (Benson, 1988).

En ratas, la emisión seminal ocurre después de la estimulación de algunas partes del hipotálamo sin que haya estimulación táctil peneana (Herberg, 1963) en particular el área preóptica media o el fascículo medial del cerebro anterior (Agmo y cols., 1977; Szechtman y cols., 1978).

7.- ACCIONES DE LOS ANDROGENOS SOBRE MOTONEURONAS.

El mecanismo clásico de acción de las hormonas esteroides involucra la activación de receptores intracelulares de alta afinidad, los cuales modulan la transcripción de genes particulares y la síntesis de nuevas proteínas. De este modo, las acciones de los esteroides sobre el sistema nervioso central de los organismos adultos se pueden manifestar como cambios anatómicos, como por ejemplo, modificaciones de la morfología, tamaño y conectividad de las neuronas. Así, hay evidencias que sugieren que varios procesos neurales morfogenéticos son influenciados por los esteroides, no solo durante el desarrollo sino durante toda la vida del individuo: la neurogénesis no se restringe sólo a los periodos tempranos de la vida, sino que se ha observado en el núcleo de neuronas que participa en la emisión del canto en los canarios adultos (DeVoogd y Nottebohm, 1981). Los esteroides también tienen influencia en el crecimiento de las neuritas de las neuronas en el adulto (DeVoogd y Nottebohm, 1981), estimulan la formación de sinapsis (Matsumoto y Arai, 1979; Matsumoto y Arai, 1981),

producen cambios en el tamaño del soma neuronal en el cerebro adulto (Breedlove y Arnold, 1981; Hall y cols., 1984), cambios en la actividad de la DNA polimerasa y síntesis de RNA, incorporación de aminoácidos y activación de otros sistemas enzimáticos (McEwen y cols., 1979); otros efectos de los esteroides sexuales se pueden manifestar como cambios en la síntesis, catabolismo o recaptura de neurotransmisores (Luine y McEwen, 1983) y modificaciones del número de receptores para determinado neurotransmisor (McEwen, 1991).

Sin embargo, la rapidez con la cual los esteroides gonadales y adrenales ejercen algunos de sus efectos electrofisiológicos y conductuales indica que estas hormonas también pueden actuar a través de mecanismos no genómicos posiblemente por su unión a la membrana neuronal (Schumacher, 1990). Los efectos rápidos de las hormonas esteroides se han observado al aplicar directamente esteroides en neuronas específicas, lo cual provoca cambios en la producción y liberación de neurotransmisores o cambios en las propiedades membranales de las neuronas, resultando en modificaciones de su frecuencia de disparo que se expresan no solamente en la actividad eléctrica de las neuronas, sino también en la actividad de los músculos estriados sensibles a hormonas a los que inervan, en los cuales aumenta la actividad a los pocos minutos de la administración del esteroide (Leipheimer y Sachs, 1988). Estos efectos no se bloquean al administrar en forma simultánea bloqueadores de la síntesis de proteínas (Leipheimer y Sachs, 1988; Nabekura y cols., 1986).

En los segmentos espinales 5o y 6o lumbar se encuentra un grupo de motoneuronas, llamado núcleo espinal del bulbocavernoso (SNB), que inerva a los músculos perineales estriados en las ratas macho, en particular al músculo bulbocavernoso que participa en las respuestas de erección y eyaculación. Este núcleo es sexualmente dimórfico, esto es, se encuentra presente en los machos y no en las hembras y tanto su organización durante el desarrollo, como sus

características morfológicas en el estado adulto dependen de la acción de los andrógenos; estas motoneuronas acumulan más testosterona marcada, pero no estrógenos, que otras motoneuronas en el mismo segmento espinal (Breedlove y Arnold, 1980) y su tamaño, sus arborizaciones dendríticas, el número y área de las sinapsis, así como el número y tamaño de las placas de uniones "gap" que se establecen entre las motoneuronas y que se ha propuesto que juegan un papel importante en el acoplamiento metabólico y eléctrico entre las motoneuronas, son modificados por la castración y se recuperan por efecto de los andrógenos (Breedlove y Arnold, 1981; Arnold, 1984; Kurtz y cols., 1986; Leedy y cols., 1987; Matsumoto y cols., 1988).

El carácter dimórfico de los grupos de motoneuronas que inervan a los músculos perineales parece ser común en mamíferos, dado que el homólogo del SNB, el núcleo de Onuf presenta las mismas características en especies como el perro y el humano (Breedlove, 1986).

No solo en los núcleos sexualmente dimórficos se acumulan andrógenos, sino también en células del mesencéfalo, puente, bulbo raquídeo, cerebelo y otras regiones de la médula espinal. A nivel supraespinal han sido detectadas neuronas blanco de andrógenos en el área preóptica en el hipotálamo y en sitios extrahipotalámicos como el septum, amígdala, hipocampo y epítalamo. La localización principal de los andrógenos es en neuronas motoras de los nervios craneales, en células ependimales y subependimales en la región del 4o ventrículo, en el lumen de vasos sanguíneos y ventrículos laterales, en las conexiones cerebelosas del sistema somatomotor, tales como diferentes porciones del núcleo pontino, el núcleo olivar accesorio, en las células de Purkinje del cerebelo y médula espinal (Breedlove y Arnold, 1980). En la médula espinal las neuronas marcadas que captan andrógenos (tanto testosterona como DHT) están en el asta ventral en las láminas IX y X de los segmentos lumbares y

torácico bajo y en el asta dorsal, en el núcleo dorsalis y proprius dorsalis, intermedio lateralis y lateralis, lo que sugiere que la DHT es un activador de ciertos sistemas motores (Sar y Stumpf, 1977). Por lo tanto, existe la posibilidad de que los circuitos neuronales involucrados en la integración de las respuestas motoras de la copulación sean también modulados por las hormonas sexuales.

La activación de mecanismos sensoriales parece en cambio estar mediada principalmente por estrógenos, dado que el estradiol marcado se localiza en regiones del tallo cerebral asociadas con funciones sensoriales (Stumpf, 1975).

8.- REGULACION NEURAL DE LAS CONDUCTAS MOTORAS RITMICAS.

Poco se sabe acerca del mecanismo neuronal que controla los aspectos motores de la copulación masculina; sin embargo, se pueden hacer algunas especulaciones sobre la naturaleza de este sistema a partir de la información acerca de otros sistemas neurales que generan movimientos rítmicos repetidos. Se ha postulado que varios tipos de conductas motoras rítmicas, como son: la marcha de los cuadrúpedos, el vuelo de las aves, el nado, el rascado, la deglución, la respiración y la masticación resultan de la activación de circuitos neurales complejos (Edgerton y cols., 1976; Shik y Orlovski, 1976, Grillner y Kashin, 1976). Estas conductas motoras rítmicas manifiestan el alto grado de coordinación de los procesos neurales que las generan y consecuentemente de los músculos efectores correspondientes y pueden ser estudiadas experimentalmente en animales espinales o descerebrados.

Las conductas motoras rítmicas tienen tres niveles de organización neuronal: 1) celular, cuando nos referimos a las propiedades de la membrana y a los mecanismos que determinan cambios de la conductancia iónica que son capaces de provocar una descarga rítmica; 2) sináptico, cuando describimos las

relaciones neuronales capaces de provocar o suprimir en forma rítmica la descarga neuronal; y 3) a nivel de las redes neuronales, cuando nos referimos a las interrelaciones entre elementos neuronales a través de conexiones inhibitorias o excitatorias capaces de producir o regular los patrones de disparo rítmico (Getting, 1989).

Las respuestas motoras rítmicas se pueden generar endógenamente pero no son inmutables, exhiben gran plasticidad y son moduladas por retroalimentación sensorial ya sea interna o externa. Los circuitos neuronales que generan esos fenómenos rítmicos han sido llamados generadores centrales de patrones (GCP) (Lydic, 1989)

Este tipo de sistema comprende los siguientes elementos: un oscilador, neuronas coordinadoras, motoneuronas y neuronas disparadoras o de comando. La mayor parte de estos elementos están localizados en la médula espinal, a excepción de las neuronas de comando, que se encuentran localizadas a menudo en niveles supraespinales. Las neuronas de comando regulan la salida de este sistema neural al disparar la expresión del patrón motor, pero sin contribuir a su estructura.

Las neuronas que actúan como osciladores son capaces de descargar rítmicamente, puesto que poseen mecanismos para que se den cambios cíclicos en su conductancia iónica (Wiersma e Ikeda, 1964).

En estudios realizados en invertebrados y en sistemas aislados de vertebrados, se ha mostrado que las conexiones sinápticas con una neurona autorítmica producen oscilaciones en la actividad eléctrica de una red de neuronas que comprenden un GCP (Llinas, 1989).

El sinergismo dentro de las poblaciones neuronales y las inhibiciones recíprocas entre las motoneuronas que inervan a músculos antagonistas, esto es, los que por su localización particular se oponen en sus acciones, son flexores o

extensores, puede activar a uno o a varios músculos, para producir el movimiento alternante.

Durante la actividad sexual, los movimientos pélvicos rítmicos alternantes que ejecuta el macho sobre la grupa de la hembra representan la actividad de redes neuronales similares a las que participan en otros fenómenos motores rítmicos en las cuales la acción coordinada de poblaciones de motoneuronas que inervan a los músculos flexores en un momento del ciclo de la oscilación con la simultánea inhibición de las que inervan a los músculos extensores, da el movimiento en un sentido; en la otra parte del ciclo de la oscilación ocurriría lo contrario y se daría el movimiento en el sentido opuesto. Esta alternancia del movimiento de la pelvis, en forma similar a lo que se ha propuesto para otros fenómenos motores rítmicos parece obedecer a la actividad de un oscilador, el cual determina la duración del ciclo de la oscilación y por lo tanto la frecuencia de los movimientos. El vigor de los movimientos dependería de la masa muscular que se contraiga y ésta a su vez depende de que un grupo de motoneuronas descarguen en forma simultánea. La serie o tren de movimientos pélvicos que se realiza al montar el macho a la hembra, pudiera requerir para su inicio, de la información sensorial proveniente del abdomen del macho; al llevarse al cabo la intromisión, la información sensorial dada por la estimulación mecánica del pene, interrumpe este tipo de movimientos y modifica posiblemente la frecuencia de descarga del oscilador, de modo que se presentan movimientos más lentos; cuando se mantiene por un tiempo prolongado la intromisión peneana intravaginal, estos movimientos cambian por movimientos nuevamente rápidos, de frecuencia similar pero de menor vigor que la de los movimientos extravaginales, que se presentan al alcanzarse el umbral de estimulación para la expulsión seminal. La información sensorial en este tipo de conducta motora rítmica es, por lo tanto, importante para el inicio de los movimientos pélvicos y

para determinar las características de frecuencia y de vigor de estos movimientos pélvicos. La disminución de la frecuencia de los movimientos pélvicos en respuesta a la inserción peneana intravaginal puede representar, como otra alternativa, el que la sensibilidad peneana inhiba al oscilador que determina a los movimientos extravaginales y al mismo tiempo active a otro que presenta una menor frecuencia de disparo, el cual a su vez es nuevamente reemplazado por el primer oscilador que presenta una mayor frecuencia de disparo, en el momento en el que se llega al umbral de excitación para que se lleve al cabo la eyaculación.

9.- ANALISIS CUANTITATIVO DE LAS RESPUESTAS COPULATORIAS EN MAMIFEROS.

El estudio del comportamiento sexual se ha basado en la mayor parte de las especies de mamíferos, en el reconocimiento de las respuestas conductuales fácilmente observables. Las primeras descripciones sobre la conducta sexual de los mamíferos fueron las realizadas por Stone y Ferguson en 1940, quienes reconocieron las tres respuestas motoras que se presentan en la actividad copulatoria de la rata: monta, intromisión y eyaculación. Además del estudio de estas respuestas en forma directa, se pueden filmar mediante cinematografía (Bermant, 1965) o videograbación en la que se pueden obtener imágenes, en una vista ventral de la pareja, de las respuestas motoras y peneanas que ocurren durante la actividad copulatoria (Sachs y Barfield, 1976). Estos procedimientos dan una información más detallada de las respuestas copulatorias a través del ulterior análisis cuadro por cuadro de las imágenes registradas. Estas técnicas han permitido un reconocimiento más fidedigno de las respuestas conductuales y un estudio cuantitativo de algunos aspectos de la actividad copulatoria: duración

de las respuestas motoras y genitales y en algunos casos, frecuencia aproximada de los movimientos pélvicos; sin embargo, su aplicación práctica se encuentra limitada por la gran cantidad de tiempo requerido para su análisis y porque no da una información cuantitativa de los aspectos dinámicos de los fenómenos motores involucrados como su vigor o ritmicidad.

Peirce y Nutall en 1961 utilizaron un circuito eléctrico para determinar la duración de los contactos genitales entre la rata macho y la hembra a través de varias series copulatorias; este circuito genera una corriente de baja intensidad y tiene dos polos: uno se conecta al macho y el otro a la hembra por medio de electrodos subcutáneos; de este modo, al ocurrir un contacto húmedo entre la hembra y el macho, se cierra el circuito, la corriente fluye y se genera una señal. Carlsson y Larsson en 1962 utilizando un circuito eléctrico similar al de Peirce y Nutall precisaron el momento en el que ocurre la inserción peneana y determinaron su duración durante la respuesta de intromisión y la respuesta de eyaculación en la rata. Utilizando esta técnica se ha determinado también la duración de las intromisiones en el conejo (Rubin y Azrin, 1967).

Estos estudios sobre el comportamiento sexual de los mamíferos han estado encaminados principalmente a la descripción global de esta conducta, lo cual, además de su interés normativo, es útil para evaluar el efecto de hormonas y de distintos fármacos sobre sus diversos mecanismos de integración en el SNC. Sin embargo, se ha dedicado poca atención a la descripción detallada de los movimientos pélvicos rítmicos alternantes que realizan los machos de la mayor parte de las especies de mamíferos durante su actividad copulatoria, o bien su análisis ha estado limitado a reconocer diferencias en el número de movimientos por unidad de tiempo pero no ha sido posible estudiar sus características dinámicas.

Mediante la técnica acelerométrica desarrollada en el laboratorio se han

obtenido registros gráficos de los movimientos pélvicos copulatorios del conejo (Contreras y Beyer, 1979) y de la rata (Beyer y cols. 1980).

Cuando esta técnica se combina con la detección de los contactos genitales mediante el uso de un circuito similar al diseñado por Peirce y Nutall (1961), se pueden correlacionar en el tiempo, con precisión, los fenómenos motores y genitales de la actividad copulatoria (Morali y cols., 1985; Morali y Beyer 1992). Así, en los trazos acelerométricos se puede determinar la duración de los trenes de movimientos pélvicos, la amplitud y la frecuencia, de estos movimientos en las diferentes respuestas y con el uso del circuito eléctrico se puede detectar el momento en el que se establece el contacto genital y determinar su duración durante las respuestas de intromisión y de eyaculación (Morali y Beyer, 1992).

II.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El éxito reproductor de los mamíferos depende de que la secuencia de respuestas que se manifiestan en la conducta sexual sea ejecutada de manera coordinada y eficiente.

La conducta sexual en su conjunto involucra respuestas motoras, respuestas genitales y respuestas viscerales. La expresión global de las respuestas conductuales y la realización de las respuestas genitales y viscerales han sido estudiadas ampliamente; en cambio, las características detalladas de las respuestas motoras han sido poco estudiadas. Uno de los fenómenos motores más característicos de la actividad copulatoria masculina es la ejecución, durante la monta de movimientos pélvicos rítmicos alternantes sobre la grupa de la hembra, que estimulan o intensifican en ella la posición de receptividad y que hacen posible la inserción peneana intravaginal y la eyaculación. La alteración de las características de frecuencia, ritmicidad y vigor de los movimientos pélvicos provoca una ejecución poco eficiente por parte del macho, lo que disminuye o anula su reproducción. Así por ejemplo, en el conejo se ha observado que las montas que no son efectivas, o sea que no terminan en eyaculación, tienen una duración mayor y una menor frecuencia de movimientos pélvicos en comparación a las montas efectivas (Contreras y Beyer, 1979).

Por otro lado, aunque se sabe que la presentación de las respuestas conductuales y de las respuestas genitales requiere de la acción de las hormonas gonadales sobre los elementos neuronales de las estructuras cerebrales y/o espinales que las integran, sólo se tiene información limitada acerca de la influencia de las hormonas gonadales sobre los circuitos neuronales responsables de la expresión de los movimientos pélvicos copulatorios. En el conejo se ha demostrado que el estado hormonal del sujeto es importante para determinar las

características de los movimientos pélvicos copulatorios; así, se han encontrado diferencias en la frecuencia, ritmicidad y vigor de estos movimientos entre machos y hembras, ya que las hembras presentan series de movimientos pélvicos menos vigorosos que las de los machos y sin ritmicidad (Soto y cols., 1984).

Por otra parte, la castración de los machos provoca alteraciones en la expresión de los movimientos pélvicos copulatorios, consistentes en una disminución del vigor y una pérdida de la ritmicidad (Beyer y cols., 1981).

En las conejas así como en los conejos castrados, el tratamiento con andrógenos estimula la presentación de respuestas de monta con características de frecuencia, ritmicidad y vigor similares a las de los conejos intactos (Beyer y cols., 1980; Soto y cols., 1984)

En cambio, en la rata no existen diferencias entre machos y hembras en cuanto a las características de los movimientos pélvicos copulatorios (Moralí y cols., 1985) y la castración no provoca alteraciones en la frecuencia, ritmicidad y vigor de los movimientos pélvicos copulatorios de la rata en tanto las respuestas conductuales se sigan presentando (Beyer y cols., 1981).

Esta información sólo ha sido posible obtenerla a través del análisis cuantitativo y detallado proporcionado por la técnica acelerométrica desarrollada en el laboratorio y descrita originalmente por Contreras y Beyer (1979), dado que a simple vista o incluso con la metodología utilizada por otros autores es difícil reconocer diferencias, sobre todo en los aspectos dinámicos de los movimientos pélvicos como son su ritmicidad y su vigor.

El que se hayan encontrado diferencias entre el conejo y la rata en cuanto a los mecanismos hormonales que determinan la expresión de los movimientos pélvicos copulatorios, hizo interesante el ampliar este tipo de estudios a otras especies para explorar las posibles causas de esta diferencia. En este estudio se

escogió como sujeto experimental al cobayo dado que, aunque es un roedor como la rata, comparte con el conejo la característica de que puede presentar la respuesta de eyaculación en la primera monta con inserción peneana intravaginal; de este modo, se le consideró como un modelo experimental interesante para analizar la posibilidad de que esta característica esté relacionada con los efectos que la castración ejerza sobre la ritmicidad, vigor y frecuencia de los movimientos pélvicos copulatorios.

Por otra parte, hasta ahora sólo se ha estudiado la conducta sexual del cobayo macho en forma descriptiva y los aspectos temporales y dinámicos de la actividad copulatoria que incluyen tanto la duración de los trenes de movimientos pélvicos, como la frecuencia, el vigor y la ritmicidad de los movimientos pélvicos no han sido analizados.

IV.-HIPOTESIS

La frecuencia, ritmicidad y vigor de los movimientos pélvicos y la duración de los trenes de estos movimientos, así como, la duración de los contactos genitales realizados durante la actividad copulatoria del cobayo macho se modifican como consecuencia de la castración. Estas características se recuperan por efecto del tratamiento con testosterona.

III.-OBJETIVOS

Objetivo General:

Analizar las latencias de las diferentes respuestas copulatorias del cobayo macho, el curso temporal de la pérdida de su actividad copulatoria luego de la castración y su restitución por el tratamiento con testosterona, así como, analizar en forma cuantitativa y detallada las características temporales y dinámicas de los movimientos pélvicos realizados por el cobayo macho durante la actividad copulatoria y determinar la duración de los contactos genitales y su relación temporal con los movimientos pélvicos, bajo tres condiciones experimentales: sujetos intactos, sujetos castrados y sujetos castrados y tratados con testosterona.

Objetivos Específicos:

1) Analizar las latencias de las respuestas de monta, de intromisión y de eyacuación de los animales en las condiciones de: sujeto intacto, sujeto castrado y sujeto castrado y tratado con testosterona.

2) Analizar el curso temporal de la pérdida de la actividad copulatoria por la castración y su recuperación con el tratamiento con testosterona.

3) Analizar en forma cuantitativa y detallada mediante la técnica acelerométrica y poligráfica, las características temporales (duración y frecuencia) y dinámicas (ritmicidad y vigor) de los movimientos pélvicos realizados por el cobayo macho durante la actividad copulatoria y determinar los efectos de la castración y de la restitución con testosterona sobre estas respuestas.

4) Analizar mediante la técnica poligráfica, la duración de los contactos genitales y su relación temporal con los movimientos pélvicos realizados por el cobayo macho durante la actividad copulatoria y determinar los efectos de la castración y de la restitución con testosterona sobre estas respuestas.

V.- MATERIALES Y METODOS:

Sujetos

Se utilizaron como sujetos experimentales (Ss) cobayos albinos (Cavia porcellus) macho, adultos jóvenes, con un peso corporal promedio al inicio del experimento, de 800 g. Los animales se mantuvieron en cajas individuales en un cuarto con ciclo normal de iluminación de 12 h luz: 12 h oscuridad, a 23°C y recibieron alimento y agua a voluntad. Se les permitió adaptarse a estas condiciones durante una semana y se verificó, en tres pruebas de selección, que fueran sexualmente activos.

Pruebas de selección

Se probó la conducta sexual de los Ss en tres pruebas que se realizaron a intervalos de una semana, entre las 12:00 y las 15:00 h, correspondiendo, dentro de su ciclo de iluminación, a 6 - 9 h después de iniciada la fase de luz. Para las pruebas se utilizó una jaula de observación de acrílico transparente (de 1/8 de pulgada, 110 x 60 cm de base y 50 cm de altura). Se permitió a cada sujeto adaptarse al área de registro por un período de 20 min al cabo del cual se introdujo una hembra sexualmente receptiva como estímulo para que el macho interaccionara con ella hasta la eyaculación o hasta un tiempo máximo de 15 min, con lo que se daba por terminada la prueba. Las hembras utilizadas como estímulo se trataron con 10 µg de valerianato de estradiol (Primogyn Depot, Schering, México) a las 72, 48 y 24 h previas a la prueba y con 0.8 mg de progesterona (Prolidon, Carnot, México) 4 horas antes de la misma.

Diecinueve Ss presentaron conducta sexual completa hasta la eyaculación en las tres pruebas y fueron incluidos en este estudio. Se iniciaron las

pruebas experimentales que consistieron en pruebas de actividad sexual analizando el número de respuestas y su curso temporal e incluyendo el registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales realizados durante la actividad copulatoria de los cobayos, inicialmente en el grupo de 19 Ss intactos (Estudio I). Posteriormente estos mismos animales fueron asignados a un grupo experimental y a un grupo testigo para evaluar los efectos de la castración y del tratamiento con testosterona en comparación con el efecto de manipulaciones falsas (Estudio II).

Pruebas de actividad sexual

Las pruebas de actividad sexual correspondientes a las etapas experimentales, que incluyeron el registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos durante las respuestas copulatorias, se realizaron bajo las mismas condiciones que las pruebas de selección, pero evaluando el número y el curso temporal de las respuestas copulatorias a través de los siguientes parámetros:

- Porcentaje de sujetos activos (Monta, Intromisión, Eyaculación).
- Latencia de monta, tiempo desde el inicio de la prueba hasta la presentación de la primera respuesta de monta con o sin inserción peneana intravaginal.
- Número de montas por prueba.
- Latencia de intromisión, tiempo desde el inicio de la prueba hasta la presentación de la respuesta conductual de intromisión, o sea, una monta seguida de los movimientos corporales característicos de la inserción peneana intravaginal.
- Número de respuestas de intromisión previas a la respuesta de eyaculación, que es el número de intromisiones sin incluir la intromisión de la respuesta conductual

de eyaculación.

- Latencia de eyaculación, tiempo desde el inicio de la prueba hasta la presentación de la respuesta conductual de eyaculación.

Registro acelerométrico y poligráfico de las respuestas motoras copulatorias.

Para este registro se diseñó un arnés de tela que se adaptó firmemente al animal sin provocarle incomodidad. Sobre el arnés se colocó un transductor de aceleración o acelerómetro (Grass, SPA-1, de 12 g de peso) el cual registra la aceleración en un plano definido; en este caso, colocándolo dorsalmente sobre la parte posterior de la pelvis, mide solo los movimientos en sentido anteroposterior. El acelerómetro se conectó a un preamplificador Grass de DC acoplado a un polígrafo Grass 7B. La amplificación de la salida del acelerómetro se mantuvo constante a través de las observaciones. Las señales eléctricas generadas por el acelerómetro en relación con los movimientos pélvicos se registraron gráficamente en un canal del polígrafo permitiendo el análisis de las siguientes características de los movimientos pélvicos:

- 1.- La duración de los trenes de movimientos pélvicos.
- 2.- La frecuencia de los movimientos pélvicos, esto es, el número de oscilaciones pélvicas por segundo.
- 3.- La aceleración o vigor de los movimientos pélvicos expresado por la amplitud de las señales (mVolts).
- 4.- La duración de cada movimiento pélvico dentro de los trenes de movimientos.

Registro poligráfico de las respuestas genitales durante la actividad copulatoria.

Para obtener información acerca de las respuestas genitales que realiza el

cobayo macho durante la actividad copulatoria, se combinó la técnica acelerométrica con la detección de los contactos genitales utilizando un circuito eléctrico similar al descrito por Peirce y Nutall (1961). Este circuito, que se conecta a un macho y a una hembra mediante electrodos subcutáneos, genera una corriente de baja intensidad la cual fluye cuando existe contacto húmedo entre la pareja durante la cópula; al cerrarse el circuito por este contacto, se genera una señal en otro canal del polígrafo; de este modo se puede establecer en forma precisa el momento en el que ocurre la inserción peneana intravaginal durante las respuestas conductuales de intromisión y de eyaculación, su duración y su correlación temporal con la serie de movimientos pélvicos que el animal realiza. Se estimaron los siguientes parámetros de estas respuestas:

- 1.- La duración total del contacto genital en las respuestas de intromisión.
- 2.- La duración total del contacto genital en las respuestas de eyaculación.
- 3.- La duración del contacto genital establecido en las respuestas de eyaculación hasta el final del tren de movimientos pélvicos intravaginales.

Estudio I. Registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos durante la actividad copulatoria del cobayo macho intacto.

Los 19 Ss se sometieron a tres pruebas realizadas a intervalos de una semana; se calcularon los porcentajes de pruebas en los que los Ss presentaron conducta de monta, de intromisión y de eyaculación, en las cuales se evaluaron las latencias de las mismas, así como el número de montas y de respuestas de intromisión y se registraron las señales correspondientes a los movimientos pélvicos y a los contactos genitales establecidos en estas respuestas, evaluando los parámetros mencionados en las secciones correspondientes.

Estudio II. Registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos durante la actividad copulatoria del cobayo macho castrado y durante el tratamiento con testosterona.

Al finalizar las pruebas correspondientes al Estudio I, los Ss se asignaron al azar a dos grupos: experimental y testigo.

El grupo experimental se sometió a castración por vía escrotal. Los Ss fueron anestesiados con pentobarbital sódico (Anestesa!, Smith Kline & French, México) ip en dosis de 35 mg /kg de peso corporal y a través de una incisión medio escrotal, previa asepsia y antisepsia de la región, se disecó el tejido, se abrió cada saco escrotal en su porción distal y se extrajeron los testículos incluyendo el epidídimo y la grasa escrotal; se ligó el vaso deferente junto con los vasos sanguíneos, se cortó el tejido y se removió; posteriormente se cerró la herida quirúrgica con seda estéril 000 y se dejó al sujeto en recuperación. Siete días después de la cirugía se reanudaron las pruebas de actividad sexual incluyendo el registro acelerométrico y poligráfico de las respuestas motoras y genitales copulatorias de los sujetos en pruebas semanales de 30 min de duración, continuándose hasta reunir el criterio de tres pruebas consecutivas sin mostrar ninguna actividad sexual.

El grupo testigo se sometió a cirugía falsa, la cual se realizó en las mismas condiciones que la de los sujetos del grupo experimental, pero sin remover los testículos, cerrando la herida y dejando al sujeto en recuperación. En este grupo también se llevó al cabo el registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos copulatorios y de los contactos genitales de los Ss en pruebas semanales de 30 min de duración que se iniciaron siete días después de la cirugía, continuándose durante diez semanas post-cirugía, que es el tiempo

promedio en el que los Ss castrados dejan de mostrar actividad sexual (Grunt y Young, 1952).

Algunos Ss murieron a diferentes intervalos después de la cirugía y no continuaron en el Estudio II, de modo que el grupo experimental quedó formado por 7 Ss y el grupo testigo por 4 Ss.

Al cumplirse los criterios antes mencionados se inició en cada grupo el tratamiento sc diario:

Grupo experimental: propionato de testosterona (PT, Sigma Chemical Co., San Luis Missouri, E.E.U.U.), 1mg en 0.1 ml de aceite de maíz.

Grupo testigo: vehículo (aceite de maíz), 0.1ml .

Se realizó el registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos copulatorios y de los contactos genitales de los sujetos experimentales en pruebas semanales de 30 min de duración que se iniciaron siete días después de comenzar el tratamiento, continuándose hasta la recuperación de la conducta de eyaculación en tres pruebas consecutivas.

Se realizó igualmente el registro acelerométrico y poligráfico de las respuestas motoras y genitales de los sujetos testigo en pruebas semanales de 30 min de duración que se iniciaron siete días después de comenzar el tratamiento y que se continuaron durante 14 semanas.

Análisis estadístico.

Las proporciones de Ss que presentaron conducta de monta, de intromisión y de eyaculación en cada situación experimental, así como las proporciones de pruebas en las que se presentó cada conducta, fueron comparadas mediante pruebas de X^2 . Se calcularon para las latencias de las diferentes respuestas en los Ss intactos las medianas por individuo y el rango

intercuartil. Para las latencias de las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación en los sujetos experimentales y testigo se calcularon las medianas por individuo en cada etapa experimental y se compararon las diferentes etapas experimentales mediante pruebas de Tukey para muestras relacionadas. Para los números de respuestas por prueba y para los parámetros de las respuestas motoras y genitales se calcularon promedios por individuo y promedios de promedios en cada etapa experimental y se compararon los datos de cada etapa mediante un análisis de varianza seguido por pruebas "t" de Student pareadas. Se compararon también en cada etapa experimental los datos del grupo experimental vs los del grupo testigo mediante pruebas "t" de Student para grupos independientes (Daniel, 1991).

VI.- RESULTADOS

Estudio I. Registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos durante la actividad copulatoria del cobayo macho intacto.

La metodología utilizada para el registro acelerométrico y poligráfico de las respuestas motoras y genitales realizadas por el cobayo macho durante su actividad copulatoria no interfirió con la expresión de esta actividad. Así, los 19 sujetos intactos, una vez habituados a las condiciones de prueba, mostraron actividad sexual incluyendo la respuesta de eyaculación en un alto porcentaje de las pruebas; la conducta de monta se presentó en el 99 % de las pruebas, la respuesta de intromisión en el 91 % y la respuesta de eyaculación en el 87 %.

El número de montas por prueba que realizaron los Ss fue muy variable, con un rango de 0 a 38 y un valor promedio de 5.9 ± 0.66 (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE). Sin embargo, la distribución de los valores tendió a ser mayor hacia los valores más pequeños; así, en el 44 % de las pruebas el número de montas fue de 0 a 3, en el 67 % fue de 0 a 7 montas y en el 82 % fue de 0 a 12 montas, siendo la moda de 1 en el 15 % de las pruebas.

El número de respuestas de intromisión previas a la eyaculación en cada prueba, fue también muy variable, con un rango de 0 a 14 y con un valor promedio de 3.4 ± 0.53 (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE). Estos valores presentaron diferencias dentro de cada sujeto a través de las pruebas realizadas, de modo que el 37 % de los Ss presentaron siempre un número de respuestas de intromisión de cero a 2 antes de la respuesta de eyaculación y en el 58 % del grupo total esta característica predominó aunque en alguna de las pruebas realizadas presentaron un número mayor de respuestas de intromisión. La

distribución de los valores, al igual que en el caso de las montas, no fue normal, tendiendo igualmente a ser mayor hacia los valores más pequeños, de modo que en el 71 % de las pruebas los Ss presentaron de 0 a 4 respuestas de intromisión y en el 85 % presentaron de 0 a 7. La moda fue cero en el 25 % de las pruebas (Fig. 1).

Los individuos presentaron la respuesta de eyaculación solo una vez en cada sesión de prueba.

El tiempo requerido por los cobayos para realizar las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación presentó variaciones tanto entre los diferentes sujetos como en las diferentes pruebas practicadas a cada sujeto. En la Fig. 2 se puede observar la dispersión de los valores correspondientes a las medianas \pm rango intercuartil de las latencias de monta, de intromisión y de eyaculación. La mediana del grupo para la latencia de monta fue de 1.63 ± 1.07 min, la de la latencia de intromisión fue de 3.59 ± 1.41 min y la de la latencia de eyaculación fue de 8.50 ± 2.71 min.

En la Figura 3 se muestran trazos representativos de los trenes de movimientos pélvicos y de los contactos genitales que se establecieron durante una respuesta de monta, una respuesta de intromisión y una respuesta de eyaculación realizadas por los cobayos macho intactos. Se puede observar que los movimientos pélvicos extravaginales en los tres tipos de respuesta se presentaron como trenes o series de oscilaciones rítmicas y regulares cuya duración difirió entre unas respuestas y otras, siendo más largos los de las montas que los de las respuestas de intromisión y de eyaculación. Se observa que en algunas montas, especialmente en aquellas de mayor duración, la parte final del tren de movimientos pélvicos tuvo una frecuencia menor, haciéndose irregulares en cuanto a su ritmicidad hasta que la serie de oscilaciones termina. En las respuestas de monta no ocurrió contacto genital. En las respuestas de

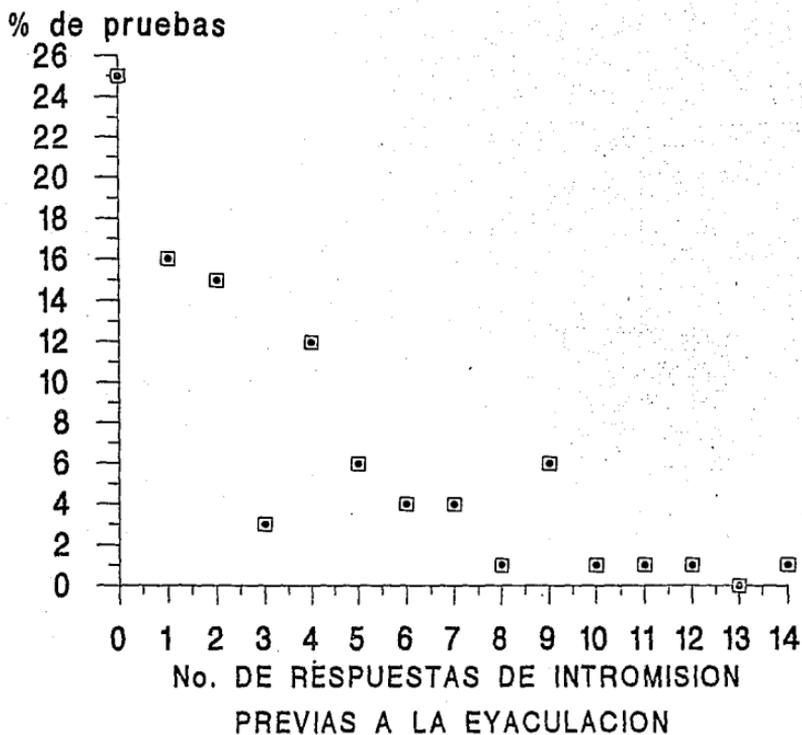


Fig. 1. Porcentajes de pruebas en las cuales los sujetos intactos (n=19) presentaron la respuesta de eyacuación después de haber realizado 0, 1 o hasta 14 respuestas de intromisión. Se observa que la moda es 0 (25%).

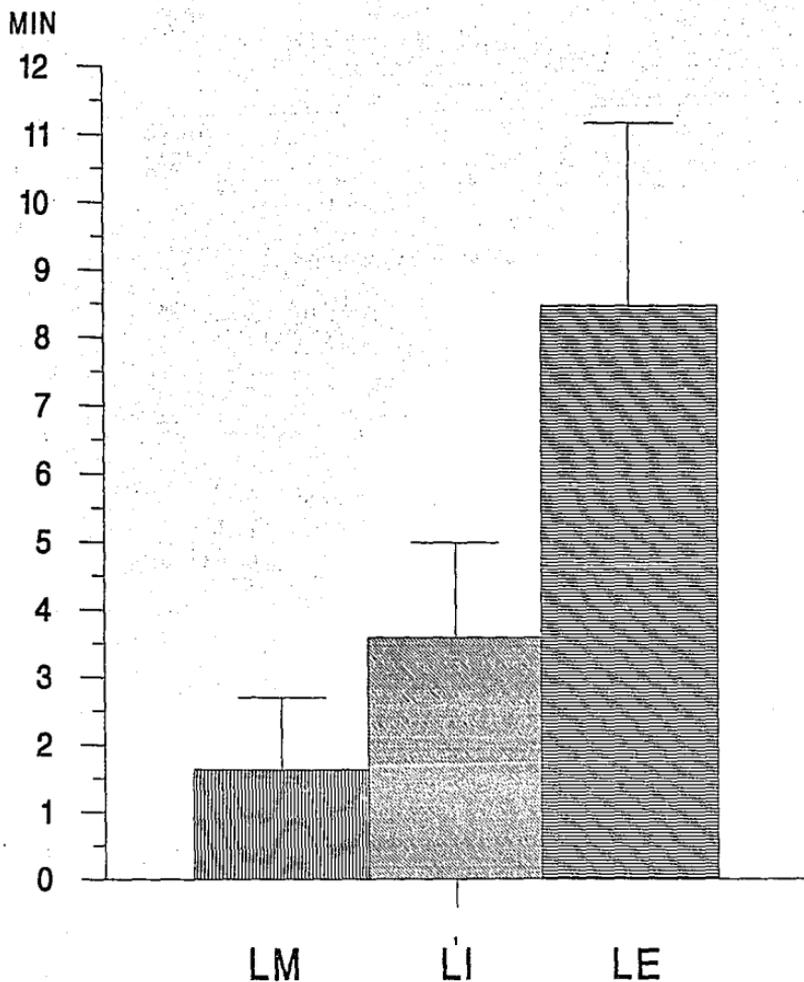


Fig. 2. Valores (mediana \pm rango intercuartil) correspondientes a las latencias de monta (LM), de intromisión (LI) y de eyaculación (LE) presentadas por los sujetos intactos ($n=19$) durante las pruebas de actividad sexual.

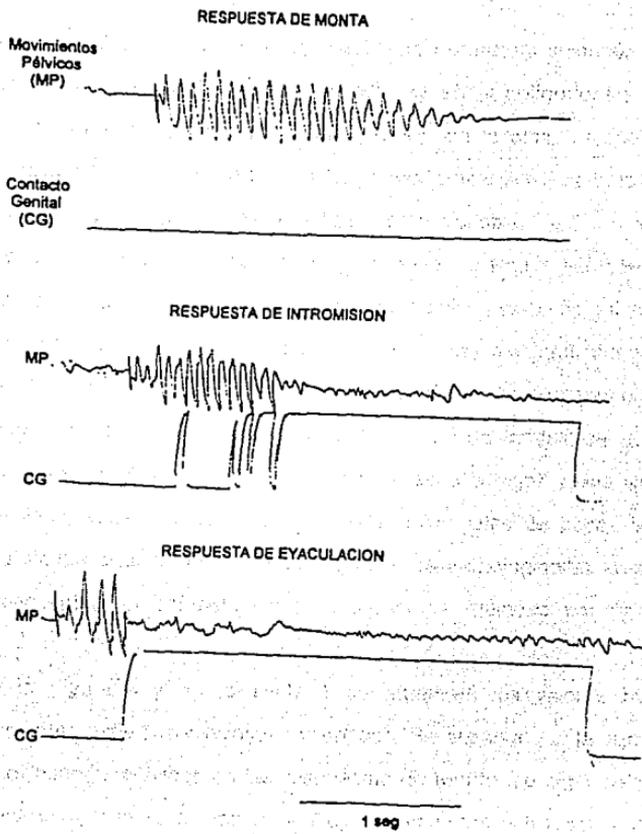


Fig. 3. Trazos representativos de los trenes de movimientos pélvicos (MP) y de los contactos genitales (CG) establecidos durante una monta, una respuesta de intromisión y una respuesta de eyaculación realizada por los cobayos intactos. Se puede observar la diferencia en la duración de los trenes de movimientos extravaginales en las diferentes respuestas, así como la serie de movimientos pélvicos rítmicos intravaginales, de poco vigor, relacionada con la eyaculación.

intromisión, el contacto genital que se estableció durante la inserción peneana intravaginal generó una señal que fué registrada en el polígrafo en forma de meseta y estuvo acompañado por la interrupción de la serie de movimientos pélvicos rápidos y por la presentación de movimientos pélvicos intravaginales más lentos (de 1 a 2 por segundo) durante períodos variables de 1 a 4 segundos. En las respuestas de eyaculación, la inserción peneana estuvo acompañada por la interrupción de la serie breve de movimientos pélvicos extravaginales rápidos, por la presentación de un período breve de 3 a 5 movimientos intravaginales lentos parecidos a los de la respuesta de intromisión y por la presencia de dos series de movimientos pélvicos intravaginales: un período variable de vibraciones muy rápidas (30 a 40 por segundo) y de muy escaso vigor y una serie muy constante de movimientos pélvicos rítmicos intravaginales de poco vigor y de frecuencia similar a la de los movimientos pélvicos extravaginales; después de estos movimientos, el contacto entre la pareja se mantuvo por un período variable.

En la Figura 4 y en la Tabla 1 se muestran los valores numéricos correspondientes a los parámetros mencionados. Se observa que la duración del tren de movimientos pélvicos en las respuestas de monta fue significativamente mayor ($p < 0.001$) que la de los trenes de movimientos extravaginales en las respuestas de intromisión y de eyaculación; la duración del tren de movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de eyaculación y de intromisión fue similar entre sí; en tanto que el tren de movimientos pélvicos intravaginales rítmicos de las respuestas de eyaculación presentó una duración mayor que la de los trenes extravaginales en las respuestas de intromisión y de eyaculación ($p < 0.001$) y similar a la de los trenes en las respuestas de monta.

Las frecuencias de los movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de monta y de intromisión fueron similares; las frecuencias de

movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de eyaculación fueron también similares a las de las respuestas de intromisión, pero mayores ($p < 0.05$) que las de las respuestas de monta (Fig. 4, Tabla 1). Sin embargo, la frecuencia de movimientos pélvicos en las respuestas de monta fue mayor en la parte inicial que en la final en algunos trenes, especialmente los de mayor duración; de este modo, al tomar en cuenta solo la primera mitad del tren, la frecuencia de los movimientos pélvicos (11.07 ± 0.27 ; \bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) fue similar a la de las respuestas de intromisión y de eyaculación. Las dos series de movimientos pélvicos intravaginales que se observaron en las respuestas de eyaculación presentaron las siguientes características: la primera serie, de vibraciones rápidas, fue más breve que la segunda, con una duración de $0.52 \text{ seg} \pm 0.04$ (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) y con una frecuencia aproximada de 30 a 40 movs/seg; la segunda serie fue más constante en sus características que la anterior, de mayor duración ($1.14 \text{ seg} \pm 0.05$) y con una frecuencia similar a la del tren de los movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de intromisión y de eyaculación pero mayor ($p < 0.001$) que la frecuencia de movimientos en las respuestas de monta.

El vigor de los movimientos pélvicos extravaginales, representado por la amplitud de las señales generadas por el acelerómetro, se encontró en un rango de 0.07 a 0.20 mV en los trenes de monta, con un promedio \pm DS, de 0.116 ± 0.026 mV y una mediana de 0.100 mV; el 85 % de las respuestas mostraron trenes cuya amplitud tuvo ese valor (de 0.100 mV) o mayor.

La duración del contacto genital total que se estableció en las respuestas de eyaculación, así como el que se mantuvo hasta el final de los movimientos intravaginales fue mayor ($p < 0.001$) que el de las respuestas de intromisión. La duración total del contacto genital en las respuestas de intromisión y de eyaculación fue muy variable tanto entre individuos como en el mismo individuo

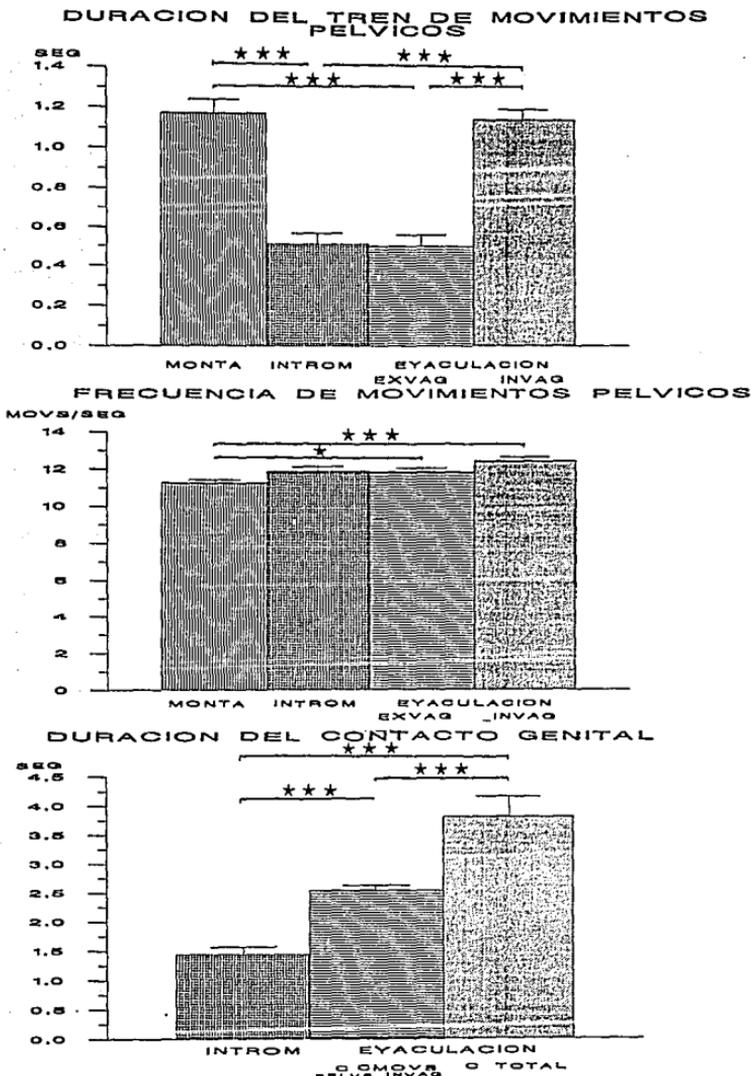


Fig. 4. Valores (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) correspondientes a la duración del tren de movimientos pélvicos y a la frecuencia de dichos movimientos realizados por los sujetos intactos (n=19) durante las respuestas conductuales de monta, intromisión y eyaculación (tren de movimientos extravaginal, EXVAG e intravaginal, INVAG) y a la duración de los contactos genitales establecidos durante las respuestas de intromisión y de eyaculación; el contacto genital que se establece hasta el final del tren de movimientos intravaginales (TREN INVAG) tiene una duración más constante que la del contacto total. * p<0.05; *** p<0.001.

TABLA 1. CARACTERISTICAS DE LAS RESPUESTAS MOTORAS Y GENITALES DE LA ACTIVIDAD COPULATORIA PRESENTADA POR UN GRUPO DE 19 COBAYOS MACHO INTACTOS (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE).

	Duración del Tren de Movimientos Pélvicos (seg)	Frecuencia de Movimientos Pélvicos (movs/seg)	Duración del Contacto Genital (seg)
Monta	1.18 \pm 0.07***	11.27 \pm 0.18	
Intromisión	0.57 \pm 0.04	11.89 \pm 0.28	1.44 \pm 0.12
Eyacuclación:			
Tren extravaginal	0.50 \pm 0.06	11.86 \pm 0.21*	
Tren intravaginal	1.14 \pm 0.05***	12.34 \pm 0.23***	
Contacto con movimientos pélvicos			2.54 \pm 0.08***
Contacto total			3.82 \pm 0.34***

* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$ al comparar los valores de cada columna, entre sí; para detalles véase el texto.

entre sus diferentes pruebas; en cambio, la duración del contacto genital que se estableció en las respuestas de eyaculación durante la realización de movimientos pélvicos intravaginales fue muy constante y significativamente menor ($p < 0.001$) que el contacto total en estas respuestas.

Estudio II. Registro acelerométrico y poligráfico de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos durante la actividad copulatoria del cobayo macho castrado y durante el tratamiento con testosterona.

A continuación se presentan los resultados obtenidos al estudiar a los sujetos experimentales y a los sujetos testigo bajo las tres condiciones experimentales: sujeto intacto; sujeto castrado o con cirugía falsa respectivamente; sujeto castrado y tratado con PT o sujeto con cirugía falsa y tratado con aceite de maíz, respectivamente.

Los sujetos experimentales en la condición de intactos mostraron actividad sexual incluyendo la respuesta de eyaculación en un alto porcentaje de las pruebas; la conducta de monta se presentó en el 100 % de las pruebas, la respuesta de intromisión en el 85 % y la respuesta de eyaculación en el 85 %.

La castración provocó una disminución en la capacidad de los sujetos para lograr la inserción peneana y la eyaculación, de modo que ninguno de los sujetos presentó estas respuestas después de la cirugía; las montas siguieron presentándose por períodos variables de tiempo, así que a los 7 días después de la cirugía solo el 63 % de los sujetos presentaron montas y este porcentaje disminuyó gradualmente hasta que los sujetos dejaron de montar a las 10 semanas post castración (Fig. 5).

Una vez que los sujetos castrados dejaron de mostrar actividad sexual, la administración de PT restituyó gradualmente esta actividad, de modo que una semana después de que se inició el tratamiento, 70 % de los Ss presentaron

respuestas de monta (Fig. 5) y a la tercera semana de tratamiento todos habían mostrado esta respuesta al menos en una ocasión; esta conducta se presentó en cada prueba sólo en un 40 a 85 % de los Ss durante las siguientes semanas (Fig. 5) hasta la semana 14 de tratamiento (semana 28 de prueba) en que el 100 % de los sujetos montaron en forma regular. El curso temporal de la restitución de la conducta de intromisión y de la conducta de eyaculación fue similar (Fig. 5); de hecho, a las dos semanas de tratamiento se presentaron por primera vez ambas respuestas en el 28 % de los Ss; sin embargo la respuesta de intromisión y la de eyaculación no estuvieron siempre presentes en forma simultánea ya que sólo en el 74 % de las pruebas en que los Ss presentaron respuesta de intromisión, se presentó la respuesta de eyaculación. Siete semanas después de iniciado el tratamiento, el 87% de los sujetos habían ya mostrado la conducta de eyaculación al menos en una ocasión pero esta conducta, aunque en algunos sujetos se presentó desde la segunda o tercera semana de tratamiento, no fue expresada en forma constante y volvió a presentarse hasta la sexta semana (semana 20 de prueba) (Fig. 5) estableciéndose en forma regular en todos los sujetos solo después de tratamientos más prolongados (16 semanas, semana 30 de prueba).

En cada prueba, el tiempo requerido por cada Ss tanto experimental como testigo para iniciar las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación mostró variaciones entre los diferentes sujetos, así como en las diferentes pruebas practicadas a cada uno de ellos. En la Figura 6 se pueden observar las medianas individuales de las latencias de monta, de intromisión y de eyaculación bajo las diferentes condiciones experimentales y en la Tabla 2 se presentan las medianas individuales y el rango de los valores para cada uno de estos parámetros en los dos grupos de sujetos. Las latencias de monta, de intromisión y de eyaculación de los sujetos experimentales así como las del grupo testigo en las tres etapas experimentales fueron muy variables. En los sujetos castrados

PORCENTAJES DE Ss CON ACTIVIDAD SEXUAL

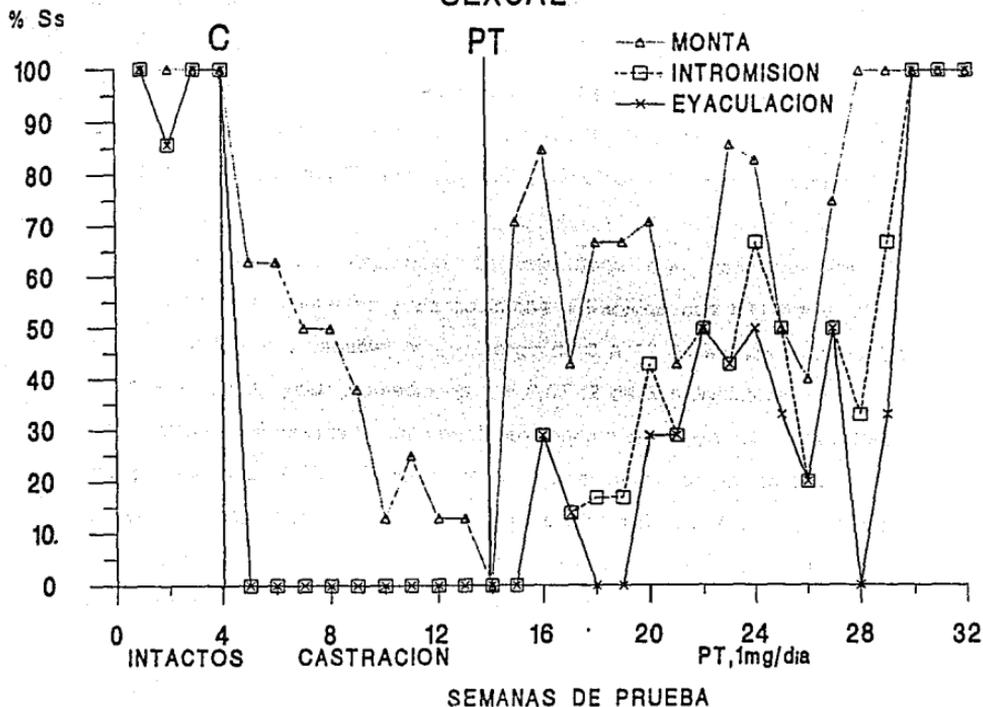


Fig. 5. Porcentajes no acumulativos de sujetos experimentales (n=7) que presentaron conducta de monta, de intrusión y de eyaculación, en las condiciones experimentales de sujetos intactos, luego de la castración (C) y durante el tratamiento con propionato de testosterona (PT, 1 mg/día). La totalidad de los sujetos presentaron conducta de eyaculación al menos en tres pruebas realizadas antes de la castración; la primera semana post-castración se observa la ausencia de respuestas de intrusión y de eyaculación y una rápida disminución del porcentaje de sujetos con respuesta de monta. El tratamiento con PT se inició cuando los sujetos dejaron de mostrar respuestas de monta. La recuperación de la actividad sexual, especialmente la de eyaculación, presentó fluctuaciones durante las primeras 12 a 14 semanas de tratamiento hasta 2 semanas después (semana 30 de prueba) en que se establece en forma constante.

sólo se muestra la latencia de monta puesto que no presentaron respuestas de intromisión ni de eyaculación; esta latencia fue muy similar a la de los sujetos testigo en la misma condición experimental (Fig.6, Tabla 2). Bajo el tratamiento con PT, los Ss castrados presentaron respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación con latencias similares a las de los Ss testigo y sólo se encontró un aumento significativo ($p < 0.05$) en la latencia de eyaculación de los sujetos castrados y tratados con PT en comparación con ellos mismos en su condición de sujeto intacto.

El número de respuestas de intromisión que realizaron los Ss experimentales (Ss intactos y Ss castrados y tratados con PT) antes de la eyaculación fue muy variable, con un rango de 0 a 12 en su condición de Ss intactos y con un valor promedio de 4 ± 0.87 (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE). La distribución de los valores no fue normal tendiendo a ser mayor hacia los valores más pequeños; en el 73 % de las pruebas los sujetos intactos presentaron de 0 a 5 respuestas de intromisión y en el 85 % presentaron de 0 a 7. La moda fue de cero en el 27 % de las pruebas. En la condición experimental de sujetos castrados y tratados con PT el rango fue de 0 a 20 y el promedio de 5 ± 1.04 (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE). La distribución de los valores, al igual que en la condición de sujetos intactos, tendió a ser mayor hacia los valores más pequeños; así en el 70 % de las pruebas los sujetos presentaron de 0 a 5 respuestas de intromisión y en el 78 % de 0 a 7. La moda fue de 0 en el 29 % de las pruebas (Fig 7).

En la Figura 8 se muestran trazos representativos de las respuestas motoras y genitales realizadas durante la actividad copulatoria de los cobayos castrados en comparación con las respuestas mostradas antes de la castración. Los Ss castrados solo presentaron respuestas de monta. La cirugía provocó una disminución significativa de la duración de los trenes de movimientos pélvicos en las montas de los animales castrados, de 1.36 ± 0.12 seg a 0.77 ± 0.05 seg ($p <$

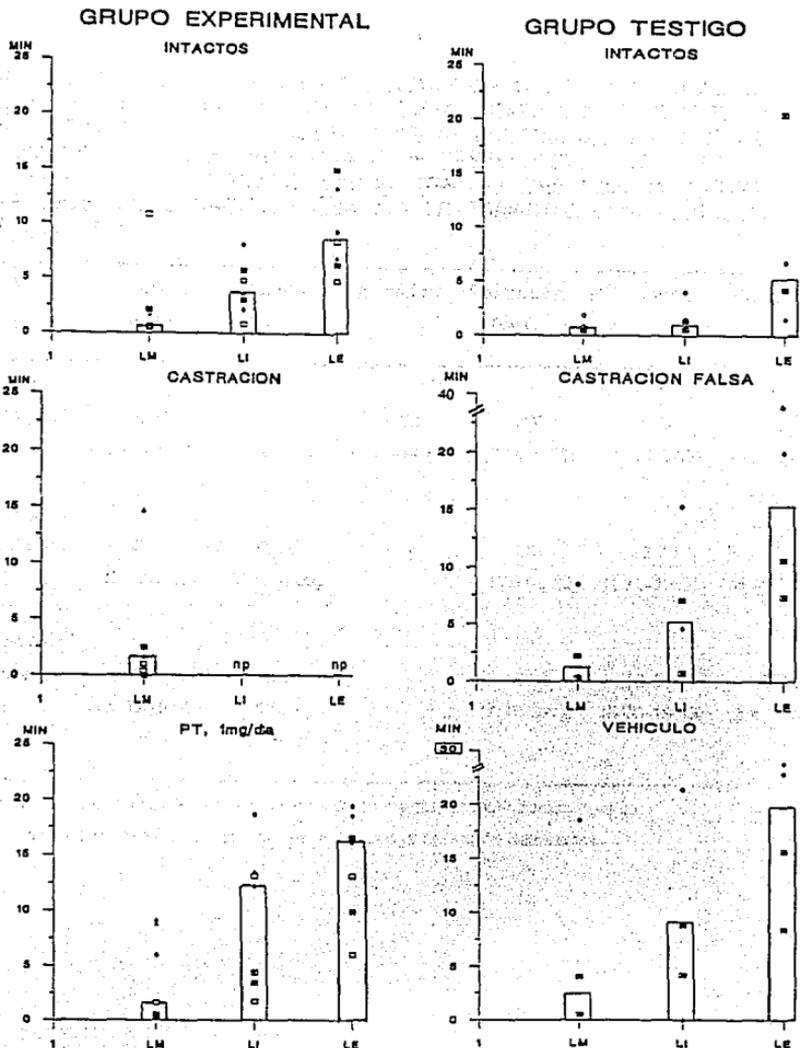


Fig. 6. Valores (medianas individuales) correspondientes a las latencias de monta (LM), de intrusión (LI) y de eyaculación (LE) presentadas por cada uno de los sujetos experimentales (n=7) bajo las condiciones de animales intactos, luego de la castración y luego del tratamiento con propionato de testosterona (PT, 1mg/día) y por los sujetos testigo (n=4) en las mismas condiciones que los animales experimentales pero sometidos a castración falsa y a tratamiento con vehículo (aceite de maíz). Las barras corresponden a la mediana de los valores del grupo obtenidos para cada parámetro.

TABLA 2 LATENCIAS DE MONTA, DE INTROMISION Y DE EYACULACION (min) PRESENTADAS POR UN GRUPO DE 7 COBAYOS MACHO (GRUPO EXPERIMENTAL) INTACTOS, DESPUES DE LA CASTRACION Y LUEGO DE LA ADMINISTRACION DE PROPIONATO DE TESTOSTERONA (PT) Y POR UN GRUPO DE 4 COBAYOS MACHO (GRUPO TESTIGO) INTACTOS, SOMETIDOS A CASTRACION FALSA Y A TRATAMIENTO CON VEHICULO (ACEITE DE MAIZ).

	Intactos (exp.)	Intactos (testigo)	Castración	Castración Falsa	PT, 1mg/día	Vehículo
Latencia de monta (min)	0.63 (0.45-10.83)	0.73 (0.40-1.83)	1.63 (0.41-14.67)	1.37 (0.30-8.50)	1.52 (0.25-9.03)	2.24 (0.33-18.57)
Latencia de intromisión (min)	3.70 (0.83-8.10)	0.82 (0.60-4.00)	---	5.37 (0.75-15.30)	12.18 (1.72-13.50)	8.83 (4.20-21.43)
Latencia de eyaculación (min)	8.40 (6.30-15.00)	5.50 (1.51- 20.50)	---	15.33 (7.40-3.40)	16.21* (6.00-19.43)	19.28 (8.47-28.87)

Los datos estan expresados como medianas de las medianas individuales y rango.

* p < 0.05 en comparación con los mismos sujetos en la condición de intactos.

% de pruebas

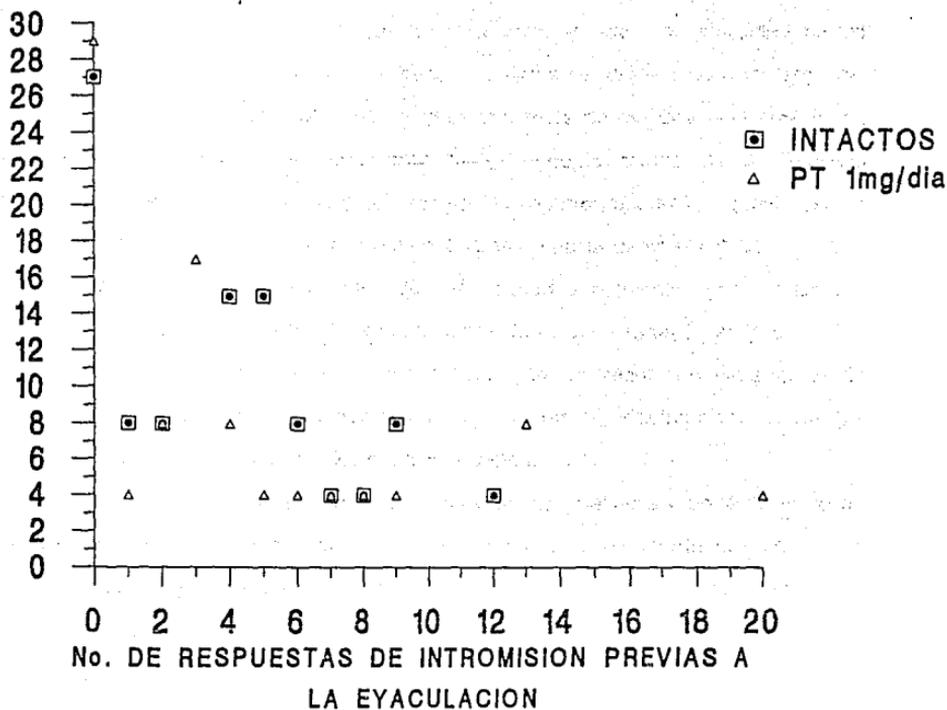


Fig. 7. Porcentajes de pruebas en las cuales los sujetos experimentales (n=7) en las etapas de animal intacto y luego de la castración y tratamiento con propionato de testosterona (PT, 1mg/día), presentaron la respuesta de eyaculación después de haber realizado 0, 1, 2 o hasta 20 respuestas de intromisión. Se observa que la moda en ambos casos es cero (27 y 29 % respectivamente).

0.001). En cambio, la frecuencia de estos movimientos y su ritmicidad fueron similares a las de los sujetos intactos. En forma variable tanto a lo largo del tiempo post castración como dentro de la secuencia de respuestas realizadas en una misma prueba, se observaron frecuentemente trenes de movimientos pélvicos de menor vigor que generaron señales de menor amplitud, estas señales se encontraron en un rango de 0.04 a 0.12 mV, con un promedio \pm DS de 0.084 \pm 0.024 mV y una mediana de 0.08 mV, valores que fueron significativamente menores ($p < 0.01$) que los de las respuestas de estos mismos Ss en la condición de intactos. Solo el 46 % de las respuestas mostraron trenes con una amplitud de 0.10 mV o mayor; esta proporción de respuestas fue significativamente menor ($p < 0.05$) que la presentada por los cobayos intactos.

La disminución del vigor de los movimientos pélvicos y de la duración de los trenes de estos movimientos en las respuestas de monta después de la castración fue variable y no estuvo relacionada con el curso temporal de la pérdida de esta respuesta.

En la Figura 8 también se muestran las características de las respuestas motoras y genitales realizadas por los sujetos castrados, durante el tratamiento con PT. Se puede observar que la testosterona estimuló la presentación de respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación. En la Figura 8, en la Figura 9 y en la Tabla 3 se observa que la duración de los trenes de monta en los animales castrados y tratados con PT, aunque mayor ($p < 0.001$) que la de los animales castrados y sin tratamiento, fue menor ($p < 0.05$) que la de los mismos sujetos en la condición de intactos; sin embargo, este parámetro fue similar al de los animales testigo en la misma condición experimental. En cambio, como se observa en las Figuras 8 y 10 y en la Tabla 3, la frecuencia y el vigor de los movimientos pélvicos de los sujetos castrados y tratados con PT fueron similares a los de las respuestas realizadas por ellos mismos antes de la castración. La

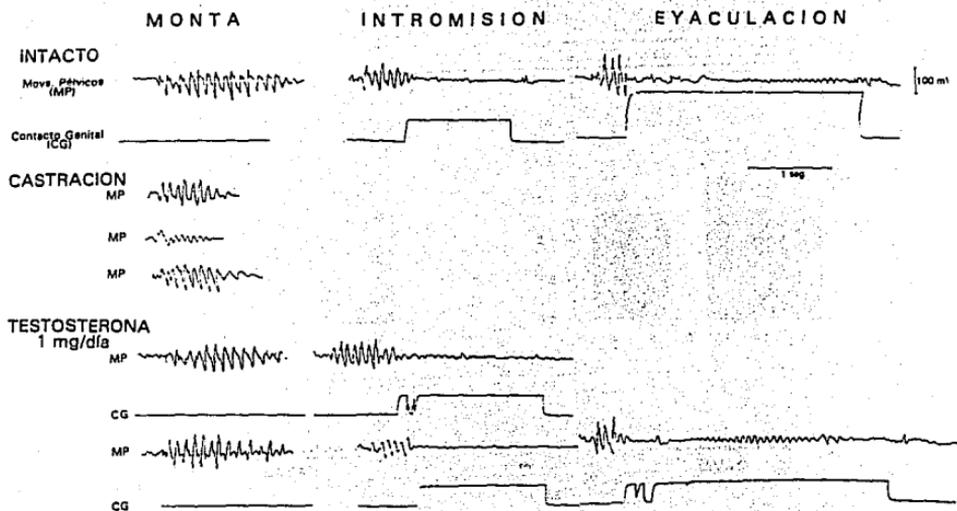


Fig. 8. Trazos representativos de los trenes de movimientos pélvicos (MP) y de los contactos genitales (CG) establecidos durante las respuestas copulatorias realizadas por los cobayos intactos (trazos superiores), castrados (trazos intermedios) y luego del tratamiento con propionato de testosterona (trazos inferiores). La castración provocó la pérdida de las respuestas de intromisión y de eyaculación y una disminución significativa en la duración y en el vigor de los trenes de movimientos pélvicos en las montas. Dado que en las montas no se estableció contacto genital, no se incluyó este trazo en las respuestas de los animales castrados.

DURACION DEL TREN DE MOVIMIENTOS PELVICOS

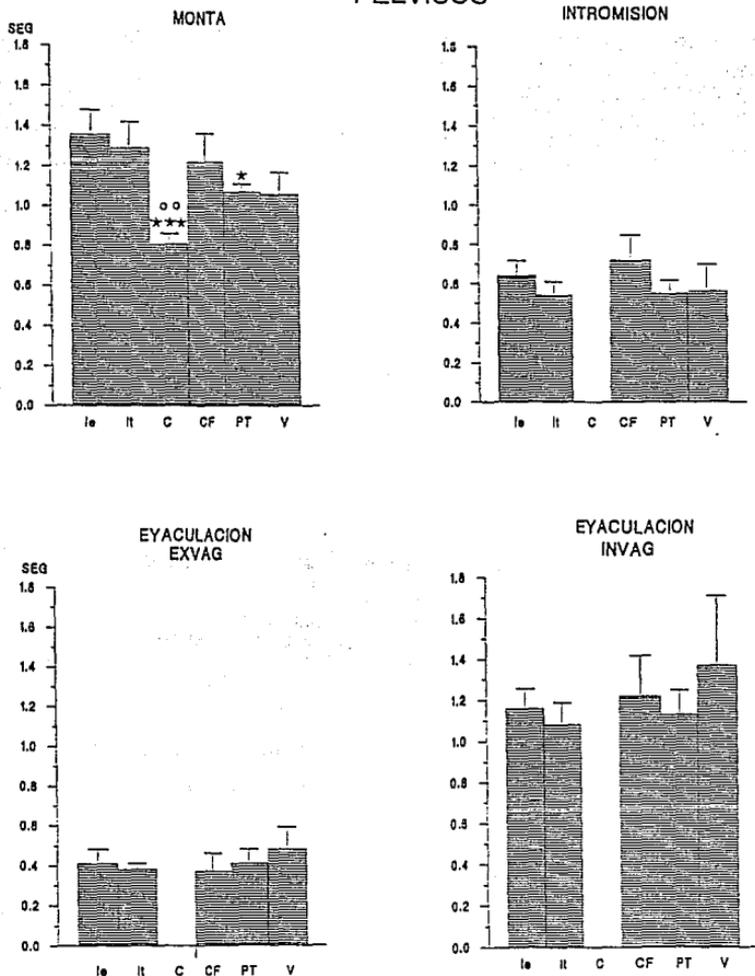


Fig. 9. Valores (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE) correspondientes a la duración del tren de movimientos pélvicos realizados durante las respuestas de monta, intromisión y eyaculación (trenes extravaginal, EXVAG, e intravaginal, INVAG) por los sujetos experimentales (n=7) bajo las condiciones de animales intactos (Ie), castrados (C) y tratados con propionato de testosterona (PT, .1mg/día) y por los sujetos testigo (n=4) en las mismas condiciones que los animales experimentales: intactos (It) y sometidos a castración falsa (CF) y tratamiento con vehículo (V, aceite de maíz). ■ $p < 0.05$; *** $p < 0.001$ en comparación con los mismos sujetos en la condición de intactos. oo $p < 0.01$ en comparación con los sujetos testigo.

TABLA 3. CARACTERISTICAS DE LAS RESPUESTAS MOTORAS Y GENITALES DE LA ACTIVIDAD COPULATORIA PRESENTADA POR UN GRUPO DE 7 COBAYOS MACHO (GRUPO EXPERIMENTAL) INTACTOS, LUEGO DE LA CASTRACION Y LUEGO DE LA ADMINISTRACION DE PROPIONATO DE TESTOSTERONA (PT) Y POR UN GRUPO DE 4 COBAYOS MACHO INTACTOS (GRUPO TESTIGO), SOMETIDOS A CASTRACION FALSA Y A TRATAMIENTO CON VEHICULO (ACEITE DE MAIZ).

	Intactos (exp.)	Intactos (testigo)	Castración	Castración Falsa	PT, 1mg/día	Vehículo
Duración del Tren de Movimientos Pélvicos (seg)						
Monta	1.36±0.12	1.29±0.13	0.77±0.05****	1.22±0.14	1.07±0.04*	1.07±0.11
Intromisión	0.64±0.08	0.51±0.07	---	0.72±0.13	0.56±0.07	0.56±0.14
Eyacuación:						
Tren extravaginal	0.42±0.07	0.38±0.03	---	0.37±0.09	0.41±0.07	0.48±0.11
Tren intravaginal	1.16±0.10	1.08±0.11	---	1.22±0.20	1.13±0.12	1.37±0.34
Frecuencia de Movimientos Pélvicos (movs/seg)						
Monta	11.36±0.22	11.45±0.69	11.83±0.37	10.94±0.44	11.01±0.25	10.09±0.40
Intromisión	11.71±0.19	11.79±1.36	---	11.77±0.50	11.38±0.35	11.34±0.59
Eyacuación:						
Tren extravaginal	11.78±0.38	11.13±0.63	---	13.49±1.12	12.00±0.45	12.56±1.16
Tren intravaginal	12.32±0.36	11.40±0.44	---	12.63±0.95	12.90±0.45	11.44±0.62
Duración del Contacto Genital (seg)						
Intromisión	1.43±0.26	1.59±0.31	---	2.59±0.69	2.08±0.27	1.03±0.25
Eyacuación:						
Contacto total	3.69±0.44	5.57±1.02	---	4.66±0.34	3.97±0.18°	3.10±0.23
Contacto con movimientos pélvicos	2.49±0.13	2.83±0.16	---	2.88±0.25	2.85±0.09*	2.54±0.19

Los datos se presentan como media de las medias individuales ± EE

* p<0.05, ** p<0.01, ***p<0.001 comparados con los valores de los Ss intactos;

°p<0.05, °°p<0.01, comparados con los valores de los Ss Sham.

FRECUENCIA DE MOVIMIENTOS PELVICOS

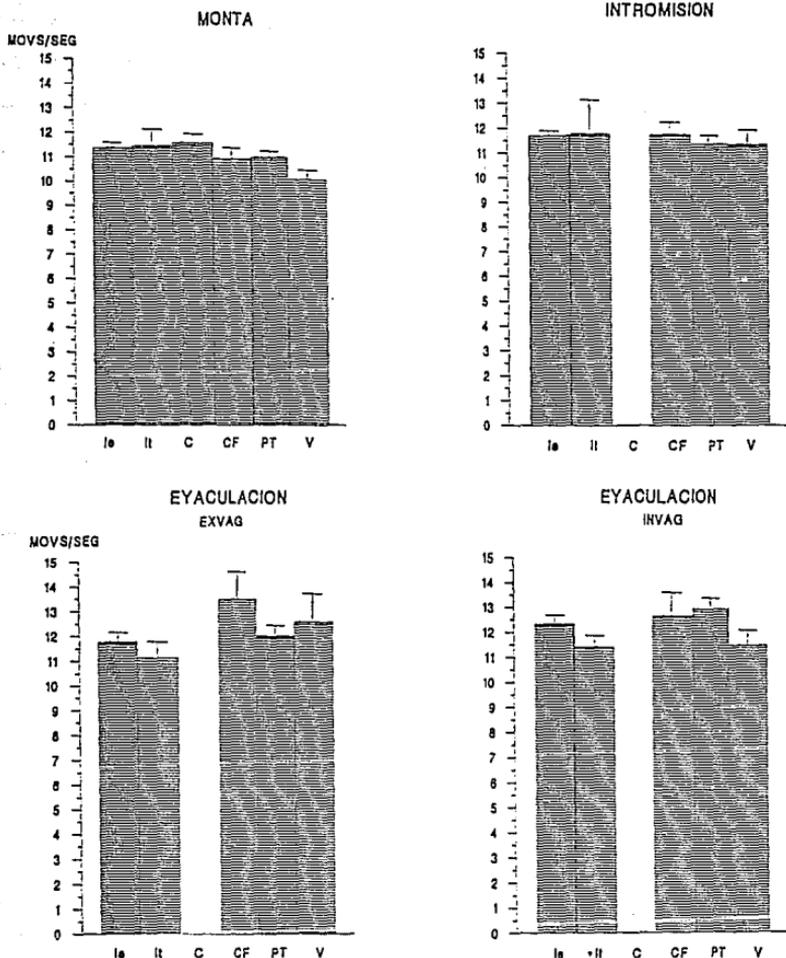


Fig. 10. Valores (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) correspondientes a las frecuencias (movs/seg) de los movimientos pélvicos realizados durante las respuestas de monta, intromisión y eyaculación (trenes extravaginal, EXVAG e intravaginal, INVAG) por los sujetos experimentales (n=7) en las condiciones de animales intactos (Ie), castrados (C) y tratados con propionato de testosterona (PT, 1mg/día) y por los sujetos testigo (n=4) en las mismas condiciones que los animales experimentales pero sometidos a castración falsa y a tratamiento con vehículo (V, aceite de maíz).

amplitud de las señales correspondientes a los movimientos pélvicos extravaginales en los trenes de monta se encontró en un rango de 0.07 a 0.20 mV, con un promedio \pm DS de 0.125 ± 0.043 mV, similares a los valores de las respuestas presentadas por estos Ss cuando intactos. El 82 % de las respuestas mostraron trenes con una amplitud de 0.10 mV o mayor, proporción similar a la de estos Ss en la condición de intactos (Fig. 11). La duración de los contactos genitales (Fig. 12 y Tabla 3) registrados durante las respuestas de intromisión y de eyaculación de los sujetos castrados y tratados con PT tendió a ser mayor que la de las respuestas de los cobayos intactos, siendo significativa la diferencia al analizar la duración del contacto establecido durante la realización de los movimientos pélvicos intravaginales ($p < 0.05$).

La duración total del contacto genital establecido en las respuestas de eyaculación fué mayor en los sujetos tratados con PT que en los sujetos testigo en la misma condición experimental ($p < 0.05$).

VIGOR DE LOS MOVIMIENTOS PELVICOS

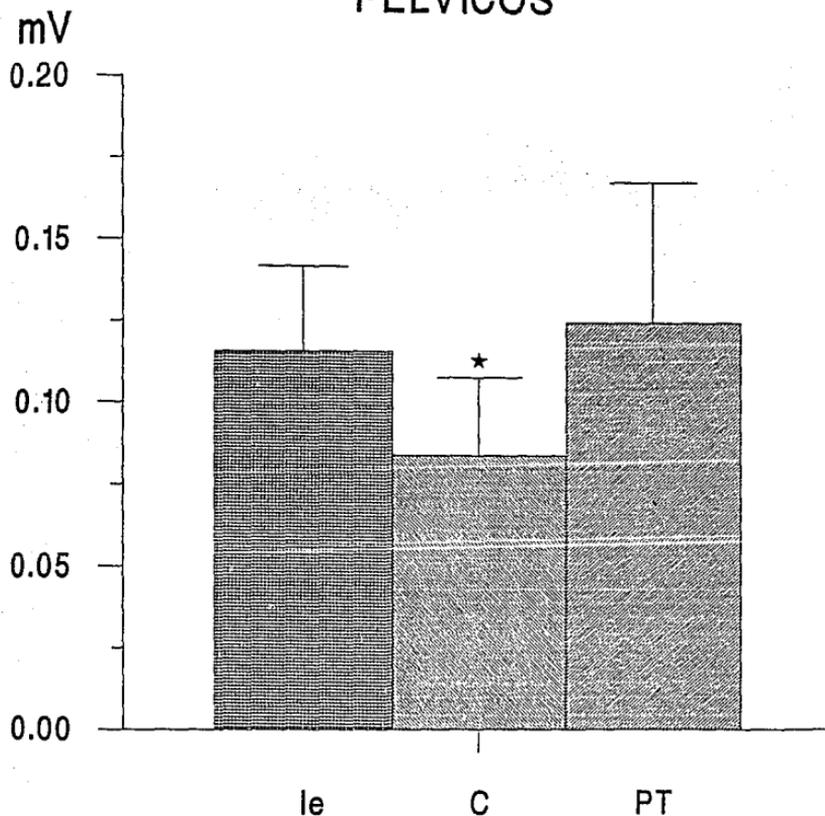


Fig. 11. Valores ($\bar{x} \pm DS$) correspondientes al vigor de los trenes de movimientos pélvicos (expresado por la amplitud en mV de las señales generadas por el acelerómetro) durante las respuestas de monta realizadas por los sujetos experimentales (n=7) bajo las condiciones de animales intactos (Ie), castrados (C) y tratados con propionato de testosterona (PT, 1 mg/día). * p < 0.05 comparados con los mismos sujetos en la condición de intactos.

DURACION DEL CONTACTO GENITAL

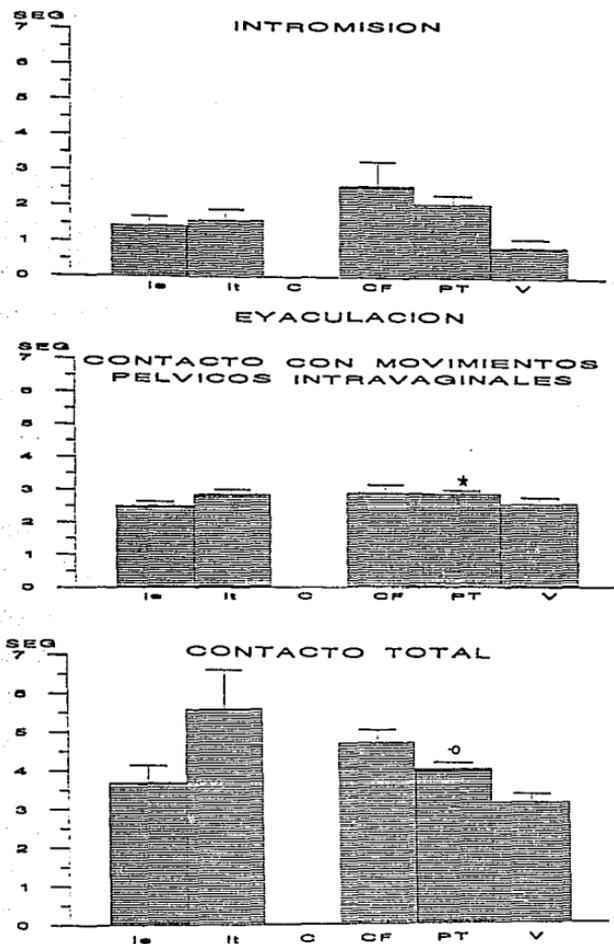


Fig. 12. Valores (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) correspondientes a la duración de los contactos genitales (seg) establecidos durante las respuestas de intromisión y de eyacuación por los sujetos experimentales ($n=7$) bajo las condiciones de animales intactos (Ie), castrados (C) y tratados con propionato de testosterona (PT, 1mg/día) y por los sujetos testigo ($n=4$) en las mismas condiciones que los animales experimentales: Intactos (It) y sometidos a castración falsa (CF) y a tratamiento con vehículo (V, aceite de maíz); el contacto genital que se estableció en la respuesta de eyacuación, durante la realización de movimientos pélvicos intravaginales tuvo una duración más constante que la del contacto total. * $p < 0.05$ comparados con los mismos sujetos en la condición de intactos; $^o p < 0.05$ comparados con los sujetos testigo.

VII.-DISCUSION

Los resultados obtenidos en el presente trabajo en cuanto al número y al curso temporal de las respuestas copulatorias realizadas por los cobayos intactos coinciden con los datos descritos para esta especie por otros autores (Grunt y Young, 1952; Phoenix y cols. 1967).

El cobayo macho en su actividad copulatoria presenta en cada sesión de interacción con la hembra una sola eyaculación, la que puede ser precedida por una o varias montas, y al lograr la inserción peneana intravaginal presentar la expulsión seminal o requerir de un número variable de intromisiones (Phoenix y cols. 1967). Estos autores describen que el número de intromisiones previas a la eyaculación varía de 1 a 13, con una moda de 1 y que el 50 % de los sujetos realizan de 1 a 3 intromisiones. De acuerdo al criterio adoptado por estos investigadores el número de intromisiones incluye a la inserción peneana que acompaña a la eyaculación durante la respuesta conductual de eyaculación, en tanto que nosotros adoptamos otro criterio, por el hecho de describir independientemente las respuestas conductuales de monta, de intromisión y de eyaculación, en el que el número de intromisiones corresponde al número de respuestas conductuales de intromisión previas a la respuesta conductual de eyaculación, sin incluir la inserción peneana que se presenta durante la respuesta conductual de eyaculación. De este modo, el número de intromisiones que para aquellos autores es uno, corresponde en nuestro estudio al cero. Nuestros datos muestran, de este modo, un rango similar, de 0 a 14 así como porcentajes similares de sujetos con la característica de presentar de 0 a 2 respuestas de intromisión antes de la respuesta de eyaculación (58%).

La metodología poligráfica utilizada en el presente trabajo permitió obtener información objetiva, detallada y cuantitativa de las características de duración, frecuencia, ritmicidad y vigor de los trenes de movimientos pélvicos realizados por

el cobayo macho durante su actividad copulatoria, así como de la duración de los contactos genitales establecidos durante las respuestas de intromisión y de eyaculación.

Los movimientos pélvicos copulatorios involucran el desplazamiento alternante de la pelvis en sentido antero-posterior. Estos movimientos se presentan en series o trenes que se mantienen por periodos variables. Cada movimiento pélvico genera a través del acelerómetro una señal en forma de onda cuya duración está directamente relacionada con la duración del ciclo de la oscilación pélvica y cuya amplitud está relacionada con la fuerza o vigor del movimiento pélvico. La similitud en la duración de cada oscilación pélvica dentro de la serie o tren de movimientos pélvicos que se realizan en las respuestas copulatorias se traduce en la ritmicidad o periodicidad del tren de movimientos.

La metodología utilizada reveló una alta ritmicidad en los trenes de movimientos pélvicos realizados en las diferentes respuestas copulatorias, a excepción de algunas respuestas de monta en las que ésta se altera al final, y permitió reconocer con precisión diferencias en la duración de los trenes o series de oscilaciones pélvicas realizadas en las respuestas conductuales de monta, de intromisión y de eyaculación. La menor duración de los trenes de movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de intromisión y de eyaculación en relación con los de las respuestas de monta coincide con lo que se ha observado en el conejo (Contreras y Beyer, 1979), en la rata (Beyer y cols., 1981) y en el hamster (Arteaga y Morali, 1993) y pudiera interpretarse como una consecuencia de la realización de la intromisión peneana intravaginal, en forma similar a lo que se ha propuesto en el caso de la rata en la que se ha sugerido que la activación de los receptores peneanos estimula a interneuronas inhibitorias que actúan sobre las motoneuronas de la médula espinal que inerva a los músculos que participan en la ejecución de los movimientos pélvicos (Beyer y González-

Mariscal, 1994) interrumpiendo la serie de movimientos pélvicos.

Por otra parte, la frecuencia de los movimientos pélvicos extravaginales en las diferentes respuestas copulatorias fue muy similar, encontrándose solamente que la frecuencia de los movimientos pélvicos en las respuestas de eyaculación fue mayor que la de las respuestas de monta; esta diferencia se debió a que en algunos trenes de monta, las últimas oscilaciones de la serie fueron de mayor duración, con la consecuente reducción de la frecuencia de movimientos pélvicos; de este modo, al realizar el análisis de la frecuencia de la primera mitad del tren de movimientos pélvicos durante el tren de monta se obtuvo una frecuencia similar a la de los movimientos pélvicos extravaginales de la respuesta de monta. Por su parte, la información aferente proveniente de la región genital parece determinar la transición hacia el tipo de oscilaciones de periodicidad mucho más lenta (1 a 2 por segundo) que se presenta durante la inserción peneana, las cuales pudieran corresponder a la actividad de circuitos neuronales diferentes o a una modificación muy marcada en la frecuencia de las oscilaciones pélvicas, en respuesta a esta información aferente. A través de los estudios realizados en otros modelos experimentales sobre diversos fenómenos rítmicos como el vuelo, la masticación, la marcha, el rascado, el nado, etc. (Berkinblit y cols., 1978; Rovainen, 1985) se ha demostrado que estos fenómenos rítmicos exhiben una gran plasticidad que se expresa en alteraciones de la fase, de la duración del periodo o de su amplitud (Konstantin y Shimansky, 1992); el papel de la retroalimentación sensorial es importante ya que modula estas características. En el caso de los movimientos pélvicos copulatorios no ha sido analizada en forma directa esta posibilidad.

La amplitud de las señales correspondientes a los movimientos pélvicos extravaginales fue similar en las diferentes respuestas copulatorias, indicando que éstos no presentaron diferencias en el vigor; los movimientos pélvicos

intravaginales lentos que se presentaron durante la inserción peneana en las respuestas conductuales de intromisión y de eyaculación generaron señales de menor amplitud que pudieran interpretarse como movimientos de menor vigor que los movimientos extravaginales; sin embargo, a la observación directa mostraron tener un vigor similar, pero dada la menor frecuencia de los mismos (1 a 2 por seg) y por lo tanto, la mayor duración de cada ciclo, el cambio de aceleración de cada oscilación fue más gradual, lo que posiblemente se tradujo a través del acelerómetro en señales de menor amplitud. En la parte final de las respuestas de eyaculación se pudo identificar una serie de movimientos intravaginales de menor vigor que los del tren extravaginal pero de frecuencia similar; este tipo de movimientos intravaginales se ha observado en otras especies como la rata (Beyer y cols., 1981; Morali y Beyer, 1992), el ratón (Wang y cols., 1989) y el hamster (Arteaga y cols., 1992). Estos movimientos han sido interpretados como parte importante de la estimulación que reciben los mecanorreceptores peneanos y que hace posible que se lleve al cabo la eyaculación (Dewsbury, 1979; Beyer y cols., 1982; Morali y Beyer, 1992). De hecho, durante la fase de movimientos intravaginales, en las respuestas de eyaculación de la rata macho, se presenta el mayor aumento de presión en las vesículas seminales que culminan con la emisión seminal (Beyer y cols., 1982).

La duración de los contactos genitales en las respuestas de intromisión fue muy variable dependiendo de los ajustes posturales entre la pareja. En cambio, la duración del contacto genital en la respuesta de eyaculación, especialmente el contacto que se estableció hasta el final de los movimientos intravaginales, fue más constante, sugiriendo que la respuesta visceral de la eyaculación se desencadena en respuesta a un periodo de estimulación táctil peneana muy definido.

La pérdida de la conducta de intromisión y de eyaculación que se observó

en los sujetos después de la castración, pudiera atribuirse a la pérdida de la respuesta de erección por la falta de andrógenos, ya que es posible que al igual que en otros roedores esta respuesta pudiera requerir de la actividad de los músculos bulbocavernosos (Sachs y Meisel, 1988; Holmes y cols., 1991) que están inervados por motoneuronas espinales cuya conectividad y función depende de la acción de los andrógenos (Breedlove y Arnold, 1980; Breedlove y Arnold, 1981; Kurz y cols., 1986; Leedy y cols., 1987).

Por otra parte, la persistencia de la conducta de monta después de la castración, está de acuerdo con lo reportado por otros autores para esta especie (Grunt y Young, 1952; Grunt y Young, 1953; Phoenix y cols., 1967; Sachs y Meisel 1988; Beyer, 1979).

La disminución de la duración del tren de movimientos pélvicos en las montas de los sujetos castrados contrasta con las observaciones realizadas en ratas (Beyer, 1981) y en hamsters (Arteaga y Moralf, 1993) en los que se ha descrito un aumento en la duración de los trenes de monta después de la castración, que se ha interpretado como una consecuencia de alteraciones en la erección y/o en la inserción peneana intravaginal (Rosenblatt y Aronson, 1958; Moralf y Beyer, 1992). Sin embargo, cabe la posibilidad de que en otras especies como el cobayo la castración determine la presentación de trenes de movimientos pélvicos más cortos por las alteraciones en la erección, lo que no permitiría la detección del orificio vaginal y no habría información sensorial para mantener el tren de monta.

Por otra parte la frecuencia de los movimientos pélvicos en estas respuestas no se modificó por la castración, lo que sugiere que la duración del ciclo de contracción y relajación de los músculos pélvicos no se altera, sino que parece ser una característica intrínseca de los circuitos neuronales implicados en la generación de este tipo de movimientos rítmicos en el cobayo, no dependiente

de andrógenos, en forma similar a lo que se ha descrito en la rata (Beyer y cols., 1981) y en el hamster (Arteaga y Moralí, 1993), pero diferente de lo que ocurre en el conejo (Beyer y cols., 1980). De este modo, aún cuando el cobayo comparte algunas características de su reproducción con el conejo, como el poder presentar la respuesta de eyaculación en la primera inserción peneana intravaginal, no se asemeja a él en cuanto a los efectos de la castración sobre las características de frecuencia y ritmicidad de los movimientos pélvicos copulatorios. En relación a esto se han propuesto 2 modelos para la regulación neuroendócrina de la actividad copulatoria en mamíferos: 1) Un modelo de un sitio único en el sistema nervioso central sobre el cual la testosterona o sus metabolitos necesitarían actuar, ya sea en forma directa o indirecta, en neuronas de comando cerebrales, las cuales activarían a los generadores centrales de patrones para provocar los movimientos pélvicos; y 2) un modelo de múltiples sitios de acción de hormonas en el cual las hormonas además de actuar en el cerebro también actuarían en la médula espinal para modular la excitabilidad de los circuitos neuronales espinales relacionados con la generación de los movimientos pélvicos copulatorios (Beyer y González-Mariscal, 1994). La actividad copulatoria del cobayo, en lo que se refiere a la frecuencia de los movimientos pélvicos, correspondería al igual que en el caso de la rata y el hamster al primer modelo, dado que la frecuencia y ritmicidad de los movimientos pélvicos no se modificaron por la castración.

En cambio, en cuanto al vigor de los movimientos pélvicos, el cobayo parecería corresponder al segundo modelo; de acuerdo con esta interpretación es posible que los andrógenos favorezcan la excitabilidad de las motoneuronas, ya sea, a través de una mayor arborización dendrítica o una mayor superficie de sinapsis, tal y como se ha descrito en las motoneuronas que inervan a los músculos bulbocavernosos de la rata (Leedy y cols., 1987; Kurz y cols., 1986). El

vigor de un movimiento depende de que un grupo numeroso de motoneuronas disparen en forma sincrónica y esta condición parece requerir de la acción de los andrógenos, ya que los animales castrados presentaron una disminución importante del vigor (en el 54 % de los trenes de monta) de dichos movimientos en forma similar a lo que se ha descrito para el conejo (Contreras y Beyer, 1979). La sincronización en el disparo de los grupos de motoneuronas responsables de la expresión de los movimientos pélvicos podría, de acuerdo con una interpretación reciente (Beyer y González-Mariscal, 1994), ser posible por un rearreglo de aferentes o de las interconexiones que existen entre las motoneuronas espinales a través del establecimiento de uniones "gap" del tipo de las que se establecen en el núcleo espinal del bulbocavernoso en la médula espinal lumbosacra de la rata (Matsumoto y cols., 1988) y que son dependientes de andrógenos.

El curso temporal del restablecimiento de la actividad copulatoria de los Ss castrados y tratados con PT está de acuerdo con lo reportado por Grunt y Young (1952) quienes observan que una semana después de iniciado el tratamiento ésta aumenta en forma irregular hasta las semanas 9 a 15, en que ya es constante.

Las latencias de monta, de intromisión y de eyaculación fueron muy variables tanto entre los individuos, como en el mismo individuo en sus diferentes pruebas, aunque se observa que éstas se alargaron en los Ss castrados y tratados con PT, lo que está de acuerdo con lo reportado por Grunt y Young (1952a) quienes proponen que la disminución en la motivación se debe a la edad de los Ss castrados y tratados con PT lo que provoca este retraso para iniciar la cópula.

El número de intromisiones previas a la eyaculación de los animales intactos en comparación con los animales castrados y tratados con PT fueron similares, lo que significa que el tratamiento con testosterona fue efectivo para

restaurar la capacidad de eyaculación ante cierto nivel de estimulación peneana.

El aumento en la duración del contacto genital total registrado en las respuestas de eyaculación de los sujetos castrados y tratados con PT en comparación con los sujetos testigo, podría significar un incremento en la capacidad de erección peneana que permitiera a los primeros mantener la inserción intravaginal por periodos más prolongados; sin embargo, el hecho de que en esas respuestas de eyaculación se presenten también contactos genitales con movimientos intravaginales, más prolongados en los sujetos castrados y tratados con PT en comparación con ellos mismos en su condición de intactos, sugiere que estos sujetos requieren un periodo más prolongado de estimulación mecánica dada por la intromisión peneana intravaginal, para que se desencadene el reflejo de eyaculación. Por otra parte, la similitud en la duración del tren de movimientos pélvicos intravaginales que se presenta en las respuestas de eyaculación de los animales tratados con PT y de los animales intactos permite suponer que el mismo periodo de estimulación mecánica rítmica intravaginal es suficiente en ambos grupos de sujetos para que se presente la eyaculación.

En resumen, el cobayo parece corresponder a un modelo diferente, en cuanto a la regulación hormonal de la actividad copulatoria, a los propuestos por Beyer y González-Mariscal (1994), pero que también parece requerir de la acción de las hormonas gonadales en varios sitios del sistema nervioso central. La motivación se integra a nivel del área preóptica media como se ha propuesto para numerosas especies y ésta es activada por hormonas. La motivación activa una serie de estructuras supraespinales implicadas en el control de muy diversas respuestas motoras que permiten al macho trepar sobre la hembra. En alguna de esas estructuras se encuentran las neuronas de comando que activan al oscilador para que inicie su disparo alternante y rítmico; se puede considerar que el oscilador no es dependiente de hormonas, puesto que al castrar al cobayo el

oscilador sigue descargando con una frecuencia igual a la que presentaban los sujetos intactos, en cambio, el vigor, que depende de que un número grande de motoneuronas dispare en forma sincrónica, sí es alterado por la castración, lo que sugiere que la falta de andrógenos provoca la "desconexión" de estas neuronas y sólo algunas logran disparar en cada ciclo, lo que se traduce en un vigor disminuido. La identidad de esas motoneuronas, aparentemente dependientes de andrógenos no ha sido determinada, pero muy posiblemente corresponda a las motoneuronas que inervan a los músculos de la cadera y de las patas, que están implicados en la realización de los movimientos pélvicos copulatorios. Hasta el momento, no se conoce en ninguna especie la localización de las neuronas de comando ni del oscilador que determina las características de frecuencia y ritmicidad de los movimientos pélvicos copulatorios.

VIII.- CONCLUSIONES:

La metodología poligráfica permite obtener información objetiva, detallada y cuantitativa de las características de duración, frecuencia, ritmicidad y vigor de los trenes de los movimientos pélvicos realizados por el cobayo macho durante su actividad copulatoria. Esta técnica también permite la cuantificación de la duración de los contactos genitales establecidos durante las respuestas de intromisión y de eyaculación.

La castración reduce la incidencia de las respuestas conductuales copulatorias e interfiere con las respuestas genitales de intromisión peneana intravaginal y de eyaculación. Los mecanismos neurofisiológicos que regulan la presentación de estas respuestas son dependientes de andrógenos.

La castración al igual que en el conejo, provoca la disminución del vigor de los movimientos pélvicos copulatorios. Los circuitos neuronales responsables de esta característica dinámica de estos movimientos parecen ser dependientes de andrógenos.

La castración del cobayo, a semejanza de lo que ocurre en la rata no modifica la frecuencia y ritmicidad de los movimientos pélvicos copulatorios. Los circuitos neuronales involucrados en la expresión de estas características de dichos movimientos no parecen depender de andrógenos.

En cuanto a la regulación hormonal de las características de la actividad copulatoria, el cobayo parece representar también un modelo de múltiples sitios de acción de las hormonas en el sistema nervioso central, pero diferente a los dos modelos propuestos por Beyer y González-Mariscal (1992).

IX.- BIBLIOGRAFIA:

- Agmo, A. Soulairac, M-L. Soulairac, A. (1977). Preoptic lesions, sexual behavior, and spontaneous ejaculation in the rat. *Scand. Psychol.* 18:345-347.
- Alsum, P. y Goy R.W. (1974). Actions of esters of testosterone, dihydrotestosterone, or estradiol on sexual behavior in castrated male guinea pigs. *Horm. Behav.* 5:207-217.
- Arnold, A.P. (1984). Androgen regulation of motoneuron size and number. *Trends in Neuroscience* 7: 239-242.
- Arteaga, M., Oropeza, M.V. y Morail, G. (1992). Descripción del patrón de movimientos pélvicos copulatorios del hamster macho. XXXV Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. Xalapa, Ver. México.
- Arteaga, M y Morali, G. (1993). Efectos de la castración y de la restitución hormonal sobre las respuestas motoras y genitales de la conducta sexual en el hamster. XXXVI Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. Acapulco, Gro. México.
- Barfield, R.J. y Geyer A.L., (1975): The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 88(2): 723-734.
- Beach F.A. (1967) Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulators behavior. *Physiol. Rev.* 47, 289-316.
- Beach, F.A. y Jordan, L. (1956). Sexual exhaustion and recovery in the male rat. *Q.,J. Exp. Psychol.* 8: 121-133.
- Beach, A.F., y Westbrook, W.H., (1968): Dissociation of androgen effects on sexual morphology and behavior in male rats. *Endocrinology.* 83:395-398.
- Beauchamp, G.K., Magnus, J.G., Shmunes, N.T., y Durham, T. (1977). Effects of olfactory bulbectomy on social behavior of male guinea pigs (*Cavia porcellus*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91:336-346.
- Beauchamp, G. K., Martin, I.G. Wysochi, C.J. y Wallington, J.L. (1982): Chemoinvestigatory and sexual behavior of male guinea pig following vomeronasal organ removal. *Physiol. Behav.*, 29:329-336.
- Benson, G.S. (1988). Male sexual function: Erection, emission and ejaculation. En: *The Physiology of Reproduction*. Knobil, E. Neill, J.D. (eds). New York. Raven press. pp 1121-1139.
- Berkinblit, M.B., Deliagina, T.G., Feldman, A.G., Gelfond, I.M. y Orlovsky, G.N. (1978). Generation of scratching. I. Activity of spinal interneurons during

scratching. *J. of Neurophysiology*, 41:1040-1057.

- Bermant G. (1965). Rat sexual behavior: photographic analysis of the intromission response. *Psychom. Sci.*, 2, 65-66.

- Beyer, C. (Ed.) (1979). *Endocrine control of sexual behavior*. Raven Press. New York.

- Beyer, C., Velázquez, J., Larsson, K., y Contreras, J.L. (1980). Androgen regulation of the motor copulatory pattern in the male New Zealand white rabbit. *Horm.Behav.* 14: 179-190.

- Beyer, C., Contreras, J.L. Moralí, G., y Larsson, K. (1981). Effects of castration and sex steroid treatment on the motor copulatory pattern of the rat. *Physiol Behav.* 24 (4): 727-730.

- Beyer, C., Contreras, J.L., Larsson, K., Olmedo, M. y Moralí, G. (1982). Patters of motor and seminal vesicle activities during copulation in the male rat. *Physiol. Behav.* 29:495-500.

- Beyer C. y González-Mariscal G., (1992). Steroidogenic regulation of male motor copulatory patterns. En: *Progress in Endocrinology*, Vol 3. R Momex, C. Jaffiol, J. Leclere (Eds.). Parthenon Publishing Group. LTD, Lancs pp:178-180.

- Beyer, C. y González-Mariscal, G. (1994). Effects of sex steroids on sensory and motor spinal mechanisms. *Psychoneuroendocrinology.* 19 (5-7): 517-527.

- Breedlove, S.M. (1986). Cellular analyses of hormone influence on motoneuronal development and function. *J.of neurobiology.* 17(3):157-173.

- Breedlove, S.M. y Arnold, A.P. (1980). Hormone accumulation in a sexually dimorphic motor nucleus of the rat spinal cord. *Science*, 210: 564-566.

- Breedlove, S.M., y Arnold, A.P. (1981). Sexually dimorphic motor nucleus in the rat lumbar spinal cord: Response to adult hormone manipulation, absence in androgen-insensitive rats. *Brain Res.* 225: 297-307.

- Bullock, P. y New, M.I. (1971). Testosterone and cortisol concentration in spermatic, adrenal and systemic venus blood in adult male guinea pigs. *Endocrinology* 88:523-526.

- Butera, P.C., y Czaja J.A. (1985). Maintenance of target tissue and sexual behavior with dihidrotestosterone in male rats and guinea pigs. *Physiol. Behav.* 34:319-321.

- Butera P.C. y Czała, J. A. (1989). Effects of intracranial implants of dihidrotestosterone on the reproductive physiology and behavior of male guinea pigs. *Physiol. Behav.* 34, 424-431.

- Calaresu, F.P. y Mitchell, R. (1969). Cutaneous mechanoreceptors in the glans

penis of the rat. *Brain Res.* 15: 295-297.

- Carlsson, S.G. y Larsson, K., (1962). Intromission frequency and intromission duration in the male rat mating behavior. *Scand. J. Psychol* 3, 189-191.
- Carrer, H.F. (1978). Mesencephalic participation in the control of sexual behavior in the female rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92:877-887.
- Contreras, J.I. y Beyer C. (1979). A polygraphic analysis of mounting and ejaculation in the New Zealand rabbit. *Physiol. Behav.* 25(2), 939-943.
- Cooper, K.K. (1972). Cutaneous mechanoreceptors of the glans penis of the cat. *Physiol. Behav.* 8: 793-796.
- Daniel, W. W. 1991. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud.* 3a. ed. Limusa, México .
- DeVoogd, T. y Nottebohm, F. (1981). Gonadal hormones induce dendritic growth in the adult avian brain. *Science.* 214:202-204.
- Dewsbury, D.A. (1979). Description of sexual behavior in research on hormone behavior interactions. En: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, C. Beyer (ed.). Raven Press, New York, pp 1-32.
- Dixson, A.F. (1988). Effects of Dorsal Penile Nerve Transection Upon the Sexual Behavior of the Male Marmoset (*Callithrix jacchus*). *Physiol. Behav.* 43: 235-238.
- Edgerton, V.R., Grillner, S., Sjöstrom, A. y Zanger, P. (1976). Central generation of locomotion in vertebrates. En *Neural Control of Locomotion*. R.M. Herman (ed.). Plenum Press, New York. pp 439-464.
- Gerall, A.A. (1958). Effects of interruption of copulation on male guinea pig sexual behavior. *Psychol. Rep.*, 4, 215-221.
- Getting, P.A. (1989). Emerging principles governing the operation of neural networks. *Annu. Rev. Neurosci.* 12: 185-204.
- Geyer, L.A. y Barfield, R.J. (1978): Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats: I, Treatment of females. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92(3): 438-446.
- Geyer, L.A., Barfield, R.J. y McIntosh, T.K. (1978): Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats: II, Treatment of males. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92(3): 447-456.
- Giantonio, G.W. Lund, N.L., Gerall, A.A. (1979). Effects of diencephalic and rhinencephalic lesions on the male rat's sexual behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 73:38-46.
- Grillner, S. y Kashin, S. (1976). On the generation and performance of swimming in fish. En: *Neural Control of Locomotion*. R.M. Herman (ed.). Plenum Press, New

York. pp 182-202.

- Grunt, J.A. y Young, W.C. (1952) a. Differential reactivity of individuals and the Response of the Male Guinea Pig to Testosterone Propionate. *Endocrinology* 51: 237-248.
- Grunt, J.A. y Young, W.C. (1952) b. Psychological modification of fatigue following orgasm (ejaculation) in the male guinea pig. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 45: 508-510.
- Grunt, J.A. y Young, W.C. (1953). Consistency of sexual behavior patterns in individual male guinea pigs following castration and androgen therapy. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 46: 138-144.
- Hafez, E.S.E., (ed.), (1974): *Reproduction in Farm Animals*, 3rd ed. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Hall, D.S., Fishman, R.B., y Breedlove, S.M. (1984). Non-aromatizable androgen alters SNB motoneuronal morphology in adults rats. *Soc. Neurosci. Abstr.* 10:828.
- Harper, L. V. (1976): Behavior. En: *The Biology of the Guinea Pig*. Wagner, J. E. and Manning, P.J. (eds.) Academic Press. New York, pp. 31-51.
- Harris, V.S. Sachs, B.D. (1975). Copulatory behavior in male rats following amygdaloid lesions. *Brain Res.* 86:514-518.
- Hart, B.L. (1967). Testosterone regulation of sexual reflexes in spinal male rats. *Science* 155: 1283-1284.
- Hart, B.L. (1978). Hormones, spinal reflexes and sexual behavior. En: *Biological determinants of sexual behavior*, B.J. Hutchison, (ed). John Wiley and Sons., pp 319-347.
- Hart B.L y Melese-D' Hospital P. (1983). Penile Mechanisms and the Role of the Striated Penile Muscles in Penile Reflexes. *Physiology Behavior*, Vol. 31(6), pp 807-813.
- Herberg, L.J. (1963). A hypothalamic mechanism causing seminal ejaculation. *Nature.* 198:219-220.
- Holmes G. M., Chaple, W.D., Leipheimer R.E. y Sachs B.D. (1991). Electromyographic analysis of male rat perineal muscles during copulation and reflexive erections. *Physiol. Behavior*, Vol. 49, pp 1235-1246.
- Johnson, R.D., Kitchel, R.L. y Gilanpour, H. (1986). Rapidly and slowly adapting mechanoreceptors in the glans penis of the cat. *Physiol. Behav.* 37: 69-78.
- Konstantin, V.B. y Shimansky, Y.P. (1992). Principles of organization of neural systems controlling automatic movements in animals. *Progres in neurobiology.* 39: 45-112.

- Krettek, J.E. y Price, J.L. (1978). Amygdaloid projections to subcortical structures within the basal forebrain and brainstem in the rat and cat. *J. Comp. Neurol.* 178:225-254.
- Kurtz, E.M., Segelau, D.R., Arnold, A.P. (1986). Androgen regulation of the dendritic length of mammalian motoneurons in adulthood. *Science*, 232:393-398.
- Larsson, K. (1979). Features of the neuroendocrine regulation of masculine sexual behavior. En: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, C. Beyer (ed), Raven Press, New York, pp 77-160.
- Leedy, M.G., Beattie, M.S., Bresnahan, J.C. (1987). Testosterone induced synaptic plasticity of synaptic inputs to adult mammalian motoneuron. *Brain Res*, 424:386-390.
- Lehman, M.N. y Winans, S.S. (1983). Evidence for a ventral non-strial pathway from the amygdala to the bed nucleus fo the stria terminalis in the male golden hamster. *Brain Res.* 268:139-146.
- Leipheimer, R.E., y Sachs, B.D. (1988). GABAergic regulation of penile reflexes and copulation in rats. *Physiol. Behav.* 42:354-357.
- Llinas, R.R. (1989). The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: Insights into central nervous system function. *Science.* 242: 1654-1664.
- Luine, V. y McEwen, B. (1983). Sex differences in cholinergic enzymes of diagonal band nuclei in the rat preoptic area. *Neuroendocrinology.* 36:475.
- Lydic, R. (1989). Central pattern-generating neurons and the search for general principles. *FASEB J.* 3:2457-2468.
- Mascó, D.H. y Carrer, H.F. (1980). Sexual receptivity in female rats after lesion or stimulation in different amygdaloid nuclei. *Physiol Behav.* 24:1073-1080.
- Matsumoto, A. y Arai, Y. (1979). Synaptogenic effect of estrogen on the hypothalamic arcuate nucleus of the adult female rat. *Cell Tissue Res.* 198: 427-433.
- Matsumoto, A. y Arai, Y. (1981). Neuronal plasticity in the deafferented hypothalamic arcuate nucleus of adult female rats and its enhancement by tratment with estrogen. *J. Comp. Neurol.* 197:197-205.
- Matsumoto, A., Arnold, A.P., Zampighi, G.S., Micevych, P.E., (1988). Androgenic regulation of gap junctions between motoneurons in rat spinal cord. *J. Neurosci.*, 8: 4177-4183.
- McEwen, B.S., Davis, P, Parsons, B. Pfaff, D.W. (1979). The brain as target for steroid hormone action. *Annv. Rev. Neuroci.* 2:65.
- McEwen, B.S. (1991). Steroid hormones are multifunctional messengers to the

brain. *Trends Endocrinol. Metab.* 2:62-67.

- McKenna, K.E. y Nadelhaft, Y. (1986). The organization of the pudendal nerve in the male y female rat. *J. Comp. Neurol.* 248:532-549.

- Meisel, R.R., Lumia, A.R., y Sachs, B.D., (1980). Effects of the olfactory bulb removal and flank shock on copulation in male rats. *Physiol. Behav.*, 25: 383-387.

- Meisel, R.L. y Sachs, B.D. (1994) The physiology of male sexual behavior. En Knobil, E y J. Neill (eds). *The Physiology of Reproduction*. Raven Press. New York., 2nd (ed.) pp 3-105.

- Meredith, M., Marques, D.M., O Connell, R.J., y Stern, F. L. (1980). Vomeronasal Pump: Significance for Male Hamster Sexual Behavior. *Science*, 207: 1224- 1226.

- Mogenson, G.J., Jones, D.L. y Yin, L.Y. (1980). From motivation to action: Functional interphase between the limbic system and the motor system. *Prog. Neurobiology.* 14:69-97.

- Mogenson, G. J., y Yang, C.R. (1991). The contribution of basal forebrain to limbic-motor integration and the mediation of motivation to action. En: *The Basal Forebrain*. T.C. Napier et al, (eds.). Plenum Press, New York. pp 267-290.

- Moralí, G. Carrillo, L. y Beyer, C. (1985). Neonatal androgen influences sexual motivation but not the masculine copulatory motor pattern in the rat. *Physiol. Behav.* 34: 267-275.

- Moralí, G., Hernández, G. y Beyer, C. (1986). Restoration of the pelvic thrusting pattern in castrated male rats by the intracerebral implantation of androgen. *Physiol. Behav.* 36, 495-499.

- Moralí, G., y Beyer, C.(1992). Motor aspects of masculine sexual behavior in rats y rabbits. En: *Advances in the study of behavior*. P.J.R. Slater, J.S. Roseblatt, C. Beyer, M. Milinski (eds.) Vol 21. Academic press, New York. pp 201-238.

- Nabekura, J. Oomura, Y., Minami, T. Mizuono, Y. y Fukuda, A. (1986). Mechanism of the rapid effect of 17β -estradiol on medial amygdala neurons, *Science*. 233:226-228.

- Noble, R.G. (1979): The sexual responses of female hamsters; A descriptive analysis. *Physiol. Behav.*, 23:1001-1005.

- Nuñez, R. Gross, G.H., y Sachs, B.D. (1986). Origin and central projections of rat dorsal penile nerve: Possible direct projections to autonomic and somatic neurons by primary afferents of nonmuscle origin. *J. Comp. Neurol.* 247:417-429.

- Peirce, J.T., y Nuttall, R.L. (1961). Duration of sexual contacts in the rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 54, 585-587.

- Peterson, Y. y Stener. (1970). An electromyographic study of the striated urethral sphincter, the striated anal sphincter and the levator ani muscle during ejaculation. *Electromyography*. 1:23-44.
- Phoenix C.H (1967). Guinea Pigs. En: *Reproduction and breeding techniques for laboratory animals*. Hafez E.S.E.(ed). Cap. 14. pp 244-257
- Phoenix Ch.H., Goy, R.W. y Young W.C. (1967). Sexual Behavior: General Aspect. En: *Neuroendocrinology Vol. II*. Luciano Martini and William F. Ganong (eds.). Academic Press. New York, San Francisco London. pp. 163-196.
- Powers, J.B., y Winans, S.S. (1975). Vomerosanal Organ: Critical Role in Mediating Sexual Behavior of the Male Hamster. *Science*, 187:961-963.
- Resko, J.A. (1970). Androgens in systemic plasma of male Guinea pigs during development and after castration in adulthood. *Endocrinology* 86: 1144-1147.
- Resko, J.A., Goy, R.W. y Phoenix, C.H. (1967). Uptake and distribution of exogenous testosterone-1,2 -³H in neural and genital tissues of the castrate guinea pig. *Endocrinology* 80:490-498.
- Rivarola M.A., Snipes C.A. , y Migeon. C.J. (1968). Concentration of androgens in systemic plasma of rats, guinea pigs, salamanders and pigeons. *Endocrinology* 82 : 115-121.
- Roppolo, J.R., Nadelhaft, I., De Groat, W.C. (1985). The organization of pudendal motoneurons and primary afferent projections in the spinal cord of the rhesus monkey revealed by horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 243: 475-478.
- Rose, J.D. (1990). Forebrain Influences on Brainstem and Spinal Mechanism of Copulatory Behavior: A Current Perspective on Frank Beach's Contribution. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 14: 207-215.
- Rosenblatt, J.S. y Aronson, L.R. (1958). The decline of sexual behavior in male cats after castration with special reference to the role of prior sexual experience. *Behav.* 12: 285-338.
- Rovainen, C.M. (1985). Effects of groups of propioespinal interneurons on fictive swimming in the isolated spinal cord of the lamprey. *J. Neurophysiol.* 54 (4):959-977.
- Roy M.M. y Goy R.W. (1988). Sex differences in the inhibition by ATD of testosterone activated mounting behavior in Guinea pigs. *Horm. behav.* 22: 315-323.
- Rubin y Asrin. (1967). Temporal patterns of behavior in rabbits as determined by an automatic recording technique. *J. exp. Analisis Behav.* , 10: 219-231.

- Sachs, B.D. y Barfield, R. (1976). Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. En: *Advances in the Study of Behavior* 7: 91-154.
- Sachs, B.D. y Bitran, D. (1990). Spinal block reveals for brain and spinal cord in the mediation of reflexive penile erections in rats. *Brain Res.* 528: 99-108.
- Sachs, B.D. y Meisel, R.L. (1988). The physiology of male sexual behavior. En: *The Physiology of Reproduction*. Knobil, E. y Neill. J.D. (eds). Raven Press. LTD. New York, II:1193-1465.
- Sachs, B.D. y Liu, Y.C. (1992). Copulatory behavior and reflexive penile erection in rats after section of the pudendal and genitofemoral nerves. *Physiol. Behav.*,51:673-69-80.
- Sar, M., y Stump, W.E. (1977): Androgen concentration in motor neurons of cranial nerves and spinal cord. *Science*, 190:77-79.
- Schumacher, (1990). Rapid membrane effects of steroid hormones: an emerging concept in neuroendocrinology. *Trends. Neurosci.* 13:359-362.
- Shik, M.L. y Oriovsky, G.N. (1976). Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiol. Rev.* 56:465-501.
- Sisk, D.B., y Dudley B. (1976). Physiology. En: *The Biology of Guinea Pig*. Joseph, E. Wagner and Patrick J. Mannin (eds.). Academic Press. New York. London LTD. pp 63-98.
- Soto, M.A., Reynoso, M.E. y Beyer, C. (1984). Sexual dimorphism in the motor mounting pattern of the New Zealand white rabbit: steroid regulation of vigour and rhythmicity of pelvic thrusting. *Horm. Behav.* 18:225-234.
- Stone C.P., y Ferguson, L.W. (1940). Temporal relationships in the copulatory acts of adult male rats. *J. Comp.Psychol.*30, 419-433.
- Stumpf, W.E. (1975). *Anatomical Neuroendocrinology*. Stumpf, W.E. and Grant, L.D. (eds.),pp 2-8.
- Swanson, L.W. (1976). An autoradiographic study of the efferent connections of the preoptic region in the rat. *J. Comp. Neurol.* 167:227-256.
- Szechtman, H. Caggiula, A.R. Wulkan, D. (1978). Preoptic knife cuts and sexual behavior in male rats. *Brain Res.* 150:569-591.
- Wang, J., Morali, G. y Sachs, B.D. (1989). Constraints on allometry of rhythmic motor activities during copulation in rats, prairie voles, and house mice. 21st. Annual Conference on Reproductive Behavior. Saratoga, Spring, New York.
- Wiersma, C.A.G. e Ikeda, K. (1964). Interneurons commanding swimmeret movements in the crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard): *Comp. Biochem. Physiol.* 12: 509-525.